ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 77

12

ДЕКАБРЬ



„НАУКА"
С.-ПЕТЕРБУРГСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1992

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Зав. редакцией *И.В.Румянцева*. Технический редактор *Г.А.Смирнова*
Корректоры *Г.Д.Адейкина* и *У.В.Емельянова*

Компьютерный набор и изготовление оригинал-макета
ГП „Слово"
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12
Телефон 812(213-35-59)

Сдано в набор 10.09.92. Подписано к печати 01.03.93. Формат бумаги 70×100 1/16
Фотонабор. Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 12.68.
Усл. кр.-отт. 13.16. Уч.-изд. л. 15.14. Тираж. 1508 Тип. зак. 2231. С 382.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», С.-Петербургское отделение
199034, Санкт-Петербург, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука».
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.452:582.671.12

Н.С. Снигиревская

ЛИСТОВОЙ ДИМОРФИЗМ И ПРИРОДА СЕМЯДОЛЕЙ У *NELUMBO* (*NELUMBONACEAE*)

N.S. SNIGIREVSKAYA. THE LEAF DIMORPHISM AND THE COTYLEDON NATURE IN *NELUMBO* (*NELUMBONACEAE*)

Обсуждается природа семядолей в связи с признанием у *Nelumbo* листового диморфизма. Семядоли рассматриваются как модификации ланцетных филломов на основании одинакового характера жилкования и сходства по форме семядолей и подводных листьев. Высказывается мнение о необходимости пересмотра идеи об однодольности зародыша *Nelumbo* с учетом наблюдаемых у него листового диморфизма и закономерности расположения филломов на зародышевой оси.

Несмотря на казалось бы исчерпывающую изученность кувшинковых и лотосовых, которые традиционно рассматриваются как близкородственные группы, многие вопросы, связанные с их морфологией, до сих пор остаются предметом дискуссий: например, имеются или отсутствуют у кувшинковых и лотосовых прилистники; у каких кувшинковых есть настоящие сосуды; двудольный или однодольный зародыш у *Nelumbo*? Занимаясь этим растением на протяжении ряда лет в прошлом (Снигиревская, 1964) и сохраняя интерес к нему в связи с охраной редких растений, подготовкой изданий «Жизнь растений» и «Мир растений» (Снигиревская, 1980, 1988, 1992), автор предлагает рассмотреть природу семядолей *Nelumbo* в связи с признанием у него листового диморфизма и на основании анализа топографии частей зародыша и молодого растения на стадии проростка.

Исследован материал, собранный автором в дельте р. Волги на территории Астраханского государственного заповедника в 1953 г. Материал, находившийся в течение 40 лет в спирту, легко поддается препарированию, в состоянии обезвоживания обнаруживает ряд особенностей в строении растений, которые представляют интерес для специального исследования. Часть материала обработана перед изучением в сканирующем электронном микроскопе изоамилацетатом и высушена при критической точке температуры (в англоязычной литературе critical point drier). Фотографии выполнены в кабинете электронной сканирующей микроскопии лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН в Санкт-Петербурге. Автор благодарит заведующего кабинетом Н.В. Ченцову, инженера Л.А. Карцеву и инженера-фотографа Г.И. Петрову.

Основная цель предпринятого исследования — подтверждение двудольного характера зародыша *Nelumbo* на основании анализа закономерностей первичного взаимного расположения на оси зародыша филломов, в том числе семядолей, и в связи с признанием у *Nelumbo* листового диморфизма.

В свое время K. Esau и H. Kosakai (1975) обратили внимание на своеобразный филлотаксис *N. nucifera* Gaertn., открытый уже в прошлом веке. На корневище этого растения наблюдаются триады листовых структур — двух наложенных один на другой катафиллов и в их пазухе — одного щитовидного листа. По мнению этих авторов, необычный филлотаксис *Nelumbo* недооценивается ботаниками при рассмотрении его родственных связей.

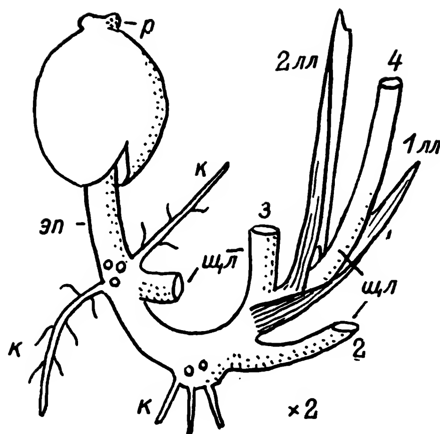


Рис. 1. Проросток *Nelumbo nucifera* на стадии 4 щитовидных листьев.

Видно очередное расположение листьев; 1-й ланцетный лист расположен между 2-м и 3-м щитовидными листьями. *р* — рыльце, *эп* — эпикотиль, *к* — корни, *1—4, щл* — черешки щитовидных листьев; *1лл, 2лл* — первые два сидячих ланцетных листа.

Следует напомнить, что у *Nelumbo* имеются надводные щитовидные листья с длинными черешками, стоячие, воронковидные и плавающие, плоские, а также подводные листья, ланцетные или линейно-ланцетные в зависимости от возраста растений, с объемлющим корневище основанием, образующим влагалище (Снигиревская, 1964). У взрослых растений в узле наблюдается до 8 подводных листьев, последовательно осуществляющих защиту растущих почек. По мере роста цветочные почки прободают их, нередко разрывая на две части и более. При этом, зеленея и участвуя в фотосинтезе, ланцетные листья иногда выходят на поверхность воды. Для щитовидных листьев характерны радиально расходящиеся, дихотомически разветвленные жилки, за исключением средней, которая, не ветвясь, выходит к краю листовой пластинки, соединяясь анастомозами с соседними радиальными жилками. Для подводных листьев характерно параллельное жилкование, имеется более выраженная средняя жилка. Между главными жилками — более тонкие вставочные, идущие параллельно и соединенные с ними анастомозами. Некоторые ботаники считали подводные листья прилистниками (Wigand, 1888; Gwynne-Vaughan, 1895—1901). При этом D. Gwynne-Vaughan отсутствие подводных пленчатых образований в основании щитовидных листьев зародыша *Nelumbo* относил за счет редукции. Он полагал, что базальное расширение листовых черешков, как у других кувшинковых, соответствует недоразвившимся прилистникам. В специальной работе, посвященной проблеме прилистников у *Nymphaeaceae*, было показано (Cutter, 1957) их отсутствие у растений *Victoria* и *Nymphaea*. В свое время автором настоящей статьи (Снигиревская, 1964) было отмечено отсутствие прилистников также у *Nelumbo nucifera*.

Особенности в расположении филломов, отмеченные Esau и Kosakai (1975), наблюдаются только у взрослых растений *Nelumbo* на горизонтальном, погруженном в донный субстрат дорсивентральном корневище. Что же касается молодого растения, выращенного из семени (рис. 1), то на его стебле, растущем вверх, с еще слабо выраженной дорсивентральностью, более напоминающем вертикальный надземный побег, во 2-м и 3-м узлах (считая семядольный) образуется по одному щитовидному листу (рис. 1, *1, 2, щл*) с лучисто-краевым жилкованием без каких-либо признаков развития прилистников как структур, непосредственно связанных с вегетативным листом (Bierhorst, 1971). 1-й на зародышевой оси ланцетный лист с параллельным жилкованием и ясно выраженным влагалищем, выполняющий в семенах (см. таблицу-вклейку, *1А, 1Б, лл*), на ранних стадиях развития проростка (рис. 1) и у взрослых растений (рис. 2, *А, Б*) защитную функцию и называемый обычно катафиллом, наблюдается между 2-м и 3-м щитовидными листьями, если считать от семядольного узла.

Во 2-м узле (считая семядольный) корни располагаются мутовчато со всех сторон еще вертикального стебля; по мере развития его дорсивентральности листья постепенно смещаются на верхнюю сторону, а корни, начиная с 3-го узла (считая семядольный), образуются только на потенциально нижней стороне развивающегося корневища (рис. 1).

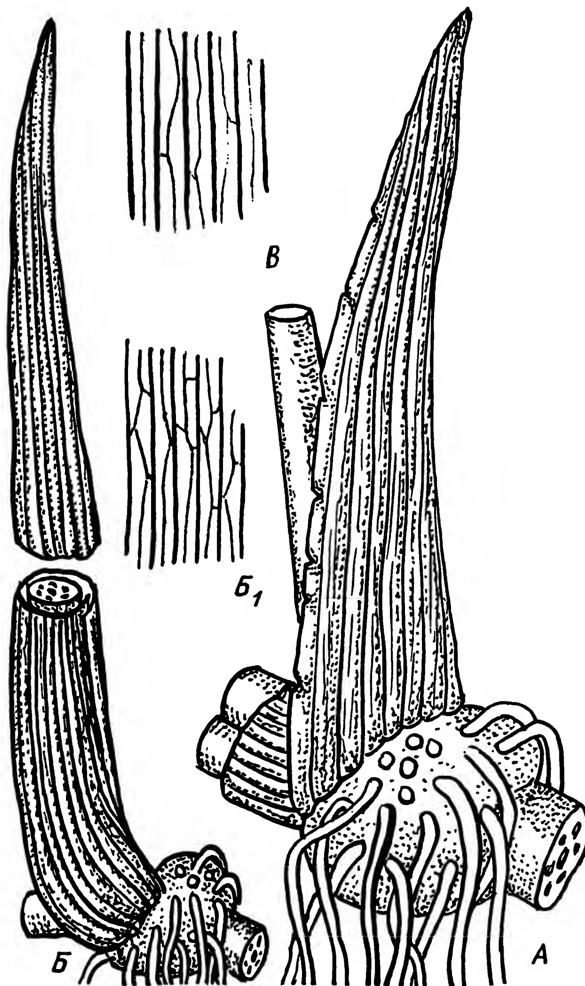


Рис. 2. Ланцетные кроющие листья (*А, Б*) взрослого растения *Nelumbo nucifera* и схема параллельного жилкования ланцетных листьев (*Б*1) и семядолей (*В*).
А, Б — нат. вел., *Б*1 — × 10, *В* — × 15.

На таблице, *1* показан общий вид семядолей, отпрепарированных из незрелого семени (около 9 мм дл.), с фрагментом интегумента слева (*и*), благодаря дегидратации хорошо заметны средняя жилка и в проходящем свете — параллельное жилкование с редкими анастомозами. На таблице, *1А* приведено довольно плоскостное (благодаря дегидратации) изображение зародыша с удаленной верхней частью семядоли, ближайшей к наблюдателю (*1с*). Обнажены внутренняя сторона 2-й семядоли (*2с*) и плотно прижатая к ней зародышевая ось с 2 вегетативными щитовидными, черешковыми листьями (*щл*) и 1-м ланцетным листом, одевающим почечку (*лл*). На таблице, *1Б* изображен тот же зародыш, но с другой стороны и подвергнутый обработке изоамилацетатом. Это придало изображению объемность и позволило более четко представить положение филломов на зародышевой оси.

Как видно на фотографии (см. таблицу, *1А*), 1-й вегетативный лист уже имеет щитовидную пластинку (*1щл*), а второй (см. таблицу, *1Б, 2щл*) находится на стреловидной стадии развития. Для вегетативных щитовидных листьев характерно соче-

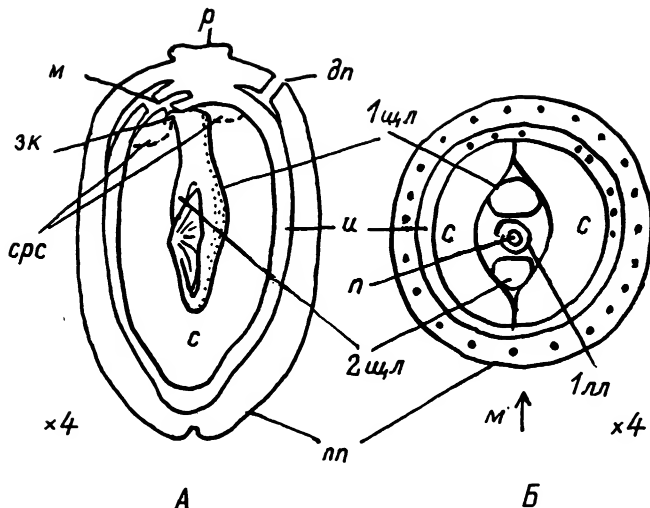


Рис. 3. Схематические рисунки продольного (*А*) и поперечного (*Б*) срезов плодика *Nelumbo nucifera*.
На *Б* видно супротивно-перекрестное расположение щитовидных и ланцетных листьев и семядолей; *р* — рыльце, *дп* — «дыхальце» плодика, *лп* — покров плодика, *и* — интегумент, *м* — микропиле, *зк* — зародышевый корень, *срс* — область базального срастания семядолей (*с*), *1щл* и *2щл* — щитовидные листья, *1лл* — 1-й ланцетный лист, *п* — верхушечная почка.

тание апикального и интеркалярного роста. У 1-го ланцетного листа на этой стадии, наоборот, превалирует маргинальный рост, обеспечивающий ему развитие широкого влагалища (см. таблицу, *1А, 1Б, лл*), — картина, обычная для подобного рода филломов (Эсау, 1969). Судя по форме семядолей на таблице (*1, 2*), маргинальный рост был также характерен для ранних стадий развития семядолей, о чем свидетельствует срастание их в основании. В дальнейшем наблюдается преобладание апикального и интеркалярного роста, что приводит к ланцетной форме семядолей.

Как уже отмечалось ранее (Снигиревская, 1964), а также хорошо видно на прилагаемых фотографиях (см. таблицу, *1А, 1Б*), 1-й ланцетный лист с широким, объемлющим почку основанием находится в одной онтогенетической спирали с первыми 2 щитовидными листьями зародыша и к тому же располагается в той же плоскости, что и семядоли (см. таблицу, *1А*; рис. 3, *Б*).

Очередной характер расположения щитовидных и ланцетных листьев еще более четко проявляется у проростка (рис. 1). На рис. 1 изображено молодое растение в стадии 4 щитовидных листьев (после их отмирания растение вступает в период покоя, после чего развивается горизонтальное корневище). По мере роста стебля 1-й ланцетный лист отодвигается в сторону, становится свободным, уже не связанным с растущей почкой, и выполняет фотосинтезирующую роль, сменив функцию защиты на функцию вегетативного листа. 2-й ланцетный лист располагается в той же онтогенетической спирали, что и первые 2 щитовидных и 1-й ланцетный листья (рис. 1, *2лл*; 2, *Б*). Он расположен чуть выше 3-го щитовидного листа супротивно 1-му ланцетному листу и в той же плоскости, что семядоли. Таким образом, характер первичного взаимного расположения на стебле проростка щитовидных, а также ланцетных листьев и семядолей оказывается супротивно-перекрестным. Эта закономерность приобретает особое значение при анализе природы семядолей, которые по характеру расположения на оси, по общей морфологии и жилкованию идентичны ланцетным филломам.

Семядоли зрелого семени по внешнему виду мало чем напоминают взрослые ланцетные листья (рис. 2, *А, Б*). Однако на ранних стадиях развития зародыша форма семядолей линейно-ланцетная. На таблице, *1, 2* изображены семядоли (около 4 мм

дл.), сросшиеся в основании. Почечка заметна в виде бугорка. Обычно срастание семядолей наблюдается только в нижней части (рис. 3, *А, срс*). В тех случаях, когда семядоли срастаются по всей длине, наблюдается недоразвитие зеленой части зародыша, не способного к прорастанию. На таблице, *2* изображены семядоли с наметившимся параллельным жилкованием. Апексы лодочковидно вогнутые, несколько расширенные, расправленные у образцов, обработанных изоамилацетатом, и сложенные по средней жилке у необработанных образцов. На этой стадии семядоли настолько напоминают ланцетные листья, что их легко спутать с ними, если бы не их положение на оси.

Жилкование семядолей и ланцетных листьев идентично: как уже упоминалось, оно параллельное, с вставочными жилками и анастомозами между ними и главными жилками (рис. 2, *Б*1, *В*). Этот тип жилкования резко отличается от лучисто-краевого жилкования щитовидных листьев.

Характер взаимного расположения семядолей и других филломов на зародышевой оси, морфология и особенности жилкования свидетельствуют о том, что в зародыше *Nelumbo* наблюдаются 2 семядоли, которые трудно расценивать как результат бифуркации одной семядоли. Семядоли *Nelumbo* рассматриваются мною как модификация ланцетных филломов. Катафиллы в онтогенезе меняют функцию защиты на функцию фотосинтеза, возможно, компенсируя недостаток «подземного» прорастания *Nelumbo*, семядоли которого, как у многих других растений, остаются под покровом семени при прорастании и не участвуют в фотосинтезе в условиях водной среды.

В свое время при детальном эмбриологическом изучении *Nelumbo* (Gupta, Ahuja, 1967; Батыгина и др., 1983) было показано наличие 2 четко выраженных меристематических зон в начальной стадии развития семядолей. S. Gupta и R. Ahuja (1967) отмечали взаимно перпендикулярное положение щитовидных листьев и почечки, хотя не связывали его с позицией 1-го катафилла. Представляется важным пересмотреть идею об однодольном характере зародыша *Nelumbo* (Trécul, 1854; Lyon, 1901) в связи с наблюдаемым у него листовым диморфизмом.

Заключение

Особенности филлотаксиса, отмеченные Esau и Kosakai (1975) у *Nelumbo*, связаны с вторичным смещением филломов (щитовидных и ланцетных листьев) и цветочных почек на верхнюю сторону корневища в связи с формированием горизонтального, дорсивентрального, погруженного в донный субстрат стебля. Этот процесс сопровождался сложными структурными изменениями, в частности инвертированием проводящих пучков корневища. Первичное положение всех филломов на стебле проростка и в зародыше является спиральным. Особенности филлотаксиса, наблюдаемые у взрослых растений *Nelumbo*, связаны с адаптацией к водной среде, как и у других донно-прикрепленных гидрофитов.

Безусловно, интересные с точки зрения морфологии особенности филлотаксиса *Nelumbo*, отмеченные выше, по-видимому, филогенетического значения не имеют. Они связаны с формированием жизненной формы, приспособленной к условиям водной среды. Для определения филогенетической ценности особенностей филлотаксиса, как и многих других признаков в строении взрослых растений, необходимо исследование растений в онтогенезе.

Прилистники у *Nelumbo* отсутствуют, как и у *Nymphaeaceae* (Cutter, 1957). Наблюдается четко выраженный листовой диморфизм, свойственный также многим другим водным растениям. Для некоторых из них, например *Victoria* и *Nymphaea*, хорошо известен листовой полиморфизм (Gwynne-Vaughan, 1895—1901; Arber, 1920).

Особенности онтогенеза семядолей, их форма на ранних стадиях развития, характер жилкования и положение на зародышевой оси по отношению к другим филломам позволяют предположить, что они являются модификацией ланцетных филломов.

Щитовидные и ланцетные листья, а также семядоли образуются на оси зародыша в единой онтогенетической спирали. При этом щитовидные листья относительно ланцетных листьев и семядолей располагаются перекрестно-супротивно. Положение последних на оси зародыша в той же плоскости, что и ланцетных листьев, а также их структурное сходство позволяют утверждать, что каждая из семядолей соответствует одному ланцетному филлому, т.е. зародыш *Nelumbo* является двудольным. Подобная инверсия в рассуждениях о природе семядолей представляется правомерной и подкрепляет эмбриологические выводы Gupta и Ahuja (1967). Незначительные морфологические различия в строении семядолей и ланцетных листьев являются следствием дивергенции филломов *Nelumbo* на ранних этапах эволюции лотосовых, связанной с различным функциональным назначением филломов и соответствующим видоизменением их онтогенеза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т.Б., Колесова Г.Е., Васильева В.Е. Эмбриология нимфейных и лотосовых. III. Эмбриология *Nelumbo nucifera* // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 3. С. 311—325. — *Снигиревская Н.С.* Материалы к морфологии и систематике рода *Nelumbo* Adans. // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. Флора и систематика высших растений. 1964. Вып. 13. С. 104—172. — *Снигиревская Н. С.* Порядок лотосовые (*Nelumbonales*) // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1980. С. 190—193. — *Снигиревская Н.С.* Семейство лотосовые // Красная книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. С. 291—293. — *Снигиревская Н. С.* Порядок лотосовые (*Nelumbonales*) // Мир растений. М.: Просвещение, 1992. Т. 4. С. 195—197. — *Эсау К.* Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с. — *Arber A.* Water plants. Cambridge: Univ. Press, 1920. 436 p. — *Bierhorst D.W.* Morphology of vascular plants. N.Y.; London: McMillan. Biol. ser., 1971. 560 p. — *Cutter E.G.* Studies of morphogenesis in the *Nymphaeaceae*. I. Introduction: some aspects of morphology of *Nuphar lutea* (L.) Smith and *Nymphaea alba* L. // Phytomorphology. 1957. Vol. 7. P. 45—56. — *Esau K., Kosakai H.* Leaf arrangement in *Nelumbo nucifera*: a reexamination of a unique phyllotaxy // Phytomorphology. 1975. Vol. 25. P. 100—112. — *Gupta S.C., Ahuja R.* Is *Nelumbo* a monocot? // Zeitschr. Naturwiss. 1967. H. 18. S. 1—3. — *Gwynne-Vaughan D.T.* On some points in the morphology and anatomy of the *Nymphaeaceae* // Trans. Linn. Soc. London. 2 ser. Vol. 5. Botany. 1895—1901. P. 287—299. — *Lyon H.L.* Preliminary note on the embryology of *Nelumbo* // Science. 1901. Vol. 13. P. 470. — *Trécul A.* Etudes anatomiques et organogéniques sur la *Victoria regia* et anatomie comparée du *Nelumbium*, du *Nuphar* et de la *Victoria* // Ann. Sci. Nat. Ser. IV. Botanic. 1854. T. 1. P. 145—172. — *Wigand A.* *Nelumbium speciosum* Willd. // Bibl. Bot. 1888. H. 11. S. 1—68.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 VII 1992

SUMMARY

The cotyledons nature of *Nelumbo* is discussed basing on the idea of the leaf dimorphism in the plant. The phyllom's arrangement in the ovule axis suggests that *Nelumbo* is dicot. Cotyledons are interpreted as modifications of the lancet phylloms with parallel nervature. Cotyledons in the early studies of the ontogenesis and lancet underwater leaves have identical nervature and similar form. The idea on the monocotyledonous character of *Nelumbo* needs to be revised paying attention to the leaf dimorphism of the plant.

УДК *581.46

Т.В. Кузнецова

О КОМПЛЕМЕНТАРНЫХ ПОДХОДАХ В МОРФОЛОГИИ СОЦВЕТИЙ

T.V. KUZNETZOVA. ON THE COMPLEMENTARY APPROACHES IN INFLORESCENCE MORPHOLOGY

Предлагается рассматривать современную морфологию соцветий как сумму независимых комплементарных подходов. Наиболее разработанными являются подходы, в рамках которых изучается соцветие как целое, как интегрированный структурный блок. Таких подходов мы насчитываем три — физиономический, типологический и ритмологический. Подходы, в рамках которых соцветие трактуется как составная, модульная структура (исследования морфогенеза соцветия и компьютерное моделирование), находятся на начальном этапе развития. Рассмотрены некоторые аспекты использования концепции комплементарных подходов к соцветию в систематике и эволюционной морфологии.

Цель настоящей статьи — предложить новые принципы изучения соцветий в структурном аспекте, дающие возможность обойти многие трудности, которые неизбежно встают на пути всякого исследования в этой сложной и запутанной области морфологии. Нам представляется, что причины этих трудностей коренятся в особенностях самого объекта исследования. Соцветие — часть растительного организма, имеющего модульную структуру (Tomlinson, 1984; Бигон и др., 1989); такой организм в течение всей жизни нарастает, формируя новые сходные между собой структурные блоки — модули. Следствие такого типа онтогенеза — особый, блочный тип структурной организации растения в целом и его основных органов — побега, листа, цветка. Неудивительно, что эти органы подчас обладают достаточно невысокой целостностью, низкой интегрированностью, размытыми границами. Другое, не столь очевидное следствие модульного типа организации растения заключается в том, что модули разной природы, разного уровня организации (Гатцук, 1974; Hallé, 1986) сочленяются между собой по сходным правилам, набор которых весьма ограничен. В результате конструкции, «собранные» одинаковым образом из блоков разной природы, нередко оказываются настолько сходными, что возникает предположение об их идентичности (гомологичности), опровергнуть (или подтвердить) которое весьма непросто. [Подробнее некоторые аспекты такого сходства, названного нами псевдоциклическим (Кузнецова, 1986), будут рассмотрены далее].

Все сказанное в полной мере относится к соцветию, составная, сборная природа которого очевидна. По-видимому, именно поэтому все попытки создать единый исчерпывающий метод описания и классификации соцветий натыкаются на противоречия, от которых невозможно избавиться. Само понятие «соцветие» весьма древнее и сформировалось, вероятно, еще в донаучные времена, так же как и представление о прочих основных органах цветкового растения. В этом понятии был, по-видимому, интуитивно «схвачен» весьма богатый синдром разнородных признаков, которые характеризуют соцветие как специализированный репродуктивный орган; однако в силу низкой целостности соцветия многие признаки этого синдрома слабо скоррелированы между собой, да и набор этих признаков не вполне ясен и никем, пожалуй, не был до конца выявлен. В результате при первых же попытках формализовать понятие «соцветие» и дать классификацию этих структур проявилась эклектичность во

взглядах на сам предмет исследования. Так, Линней (Linné, 1751) понимал под соцветием не столько особый орган, структурно-функциональный блок, сколько определенную закономерность цветорасположения, modus florendi (Rickett, 1944); впрочем, некоторые сильно специализированные соцветия Линней называл «сложными цветками» (compositus flos) и рассматривал их, разумеется, как отдельные, обособленные структурные единицы. Эти две несовместимые между собой традиции в трактовке термина «соцветие» существуют и по сей день (Pankhurst, 1984), хотя вторая из них (восприятие соцветия как обособленной репродуктивной структуры) в трудах большинства исследователей преобладает (Le Maout, Decaisne, 1876; Rickett, 1944; Carolin, 1967). В результате всякое конкретное исследование в области морфологии соцветий наталкивается на трудности, связанные с отсутствием корректного определения основных понятий (вместо единственного операционального критерия соцветия исследователям предлагается целый «веер» равноценных критериев; Cremers, 1986), что, разумеется, не позволяет получить удовлетворительные результаты.

Все сказанное приводит нас к мысли о том, что радикальному улучшению положения в морфологии соцветий может способствовать использование метода комплементарных моделей, который ввели недавно в ботаническую морфологию R. Rutishauser и R. Sattler (1985, 1987, 1989). Основная идея этого метода заключается в возможности построения двух или более независимых (комплементарных) теоретических схем, пригодных для работы в одной и той же предметной области. Эти схемы (модели) не исключают одна другую, но способствуют познанию объекта одновременно с нескольких сторон. Подобная идея, разумеется, не нова: сами авторы связывают ее с принципом дополнительности Бора (Rutishauser, Sattler, 1985),[1] однако в ботанической морфологии она получила распространение лишь в последние годы (Rutishauser, 1987; Кузнецова, 1991а). В области морфологии соцветий применение метода комплементарных моделей мы считаем оправданным, поскольку в ней независимые подходы к объекту в сущности уже сформированы; взаимное переплетение и «интерференция» этих подходов как раз и являются причиной той путаницы и эклектики, которые были свойственны морфологии соцветий на всех этапах ее развития. Задача, следовательно, состоит в том, чтобы выделить эти подходы в явном виде.

Нам представляется, что комплементарные подходы к изучению соцветий естественным образом разбиваются на две группы в соответствии с теми двумя вариантами трактовки соцветия, о которых упоминалось выше. Так как представление о соцветии как о целостной специализированной структуре всегда превалировало в сознании морфологов над восприятием соцветия как составной, модульной конструкции, то становится понятно, что подходы, акцентирующие внимание на целостности соцветия, к настоящему моменту развиты лучше, чем подходы, связанные с изучением принципов «сборки» соцветия из составляющих его структурных элементов. Подходов первого типа мы насчитываем три (Кузнецова, 1991б; Кузнецова и др., 1992): 1) физиономический; 2) типологический; 3) ритмологический.

Подходы второго типа, в которых акцентируется внимание на составном характере соцветия, находятся в настоящее время лишь на начальной стадии развития. Мы можем выделить два таких подхода: 1) изучение закономерностей морфогенеза соцветия; 2) компьютерное моделирование структуры соцветия.

Рассмотрим вначале основные принципы подходов первого типа. Во всех этих подходах центральными являются два вопроса: 1) о типах соцветий; 2) о границе между соцветием и вегетативной сферой растения. Проследим, каким образом решаются эти вопросы в рамках каждого из подходов.

---

[1] Интересно вспомнить, что сам Н.Бор, размышляя о возможных приложениях принципа дополнительности, высказывал предположения о том, что этот принцип может быть полезен в биологии для решения проблемы целостности живых систем (Бор, 1961; цит. по: Холтон, 1981).

Физиономический подход

Этот подход — наиболее старый из существующих в настоящее время — возник фактически одновременно с введением в научный обиход понятия «соцветие» и долгое время был единственным научным методом изучения соцветий. Именно с ним обычно связывается представление о традиционной описательной морфологии соцветий. Этот метод настолько прочно укоренился в ботаническом образовании и в сознании морфологов, что его основные принципы нигде не обсуждаются в явном виде. Нам, однако, кажется небесполезным это сделать.

Физиономический подход основан на изучении внешней формы соцветия, его габитуса. Типификация соцветий в рамках этого подхода производится весьма простым способом — путем сравнения облика соцветия с каким-либо хорошо известным предметом (или с простой геометрической фигурой) либо просто путем описания внешней формы соцветия средствами обычного языка без применения специальных терминов. Выделенные таким образом основные типы соцветий были введены в научный обиход Линнеем, но, по-видимому, многие из них использовались и ранее (Velenovsky, 1910); большинство из них не вышло из употребления и по сей день. По мере углубления знаний о соцветиях чисто габитуальные их характеристики дополнялись сведениями о структурных особенностях цветоносных осевых систем, о закономерностях ветвления, так что на сегодняшний день эти характеристики имеют комплексный характер. Однако основные принципы физиономической типификации соцветий при этом не изменились.

Наиболее важной особенностью этой типификации, из которой вытекают все остальные, нам представляется следующая: р а з н ы е т и п ы х а р а к т е р и з у ю т с я р а з н ы м и н а б о р а м и п р и з н а к о в. Хотя наборы признаков для разных типов соцветий могут отчасти перекрываться, полного совпадения, как правило, не бывает. Так, например, тирс обычно описывается как соцветие пирамидальной формы, имеющее многочисленные боковые оси однотипного строения (цимы), постепенно обедняющиеся по направлению к верхушке, обладающее верхушечным цветком или лишенное такового, акропетально распускающееся; а такое соцветие, как сережка, характеризуется, как правило, одним-единственным признаком — удлиненной висячей главной осью.

Следствие такого несовпадения набора признаков, характеризующих разные типы, — невозможность выделить среди этих признаков главные, существенные. Такие признаки, если бы они были, должны были бы занимать ключевое положение в характеристиках всех типов соцветий. Поскольку ни одного такого признака найти не удается, остается принять, что все они приблизительно равноценны; по существу так оно и есть. Равноценность признаков влечет за собой постоянные изменения в трактовке типов соцветий: разные авторы акцентируют внимание на разных признаках, однако все эти акценты слабо обоснованы, и в результате не удается достигнуть ни согласованности между разными трактовками, ни четкости и ясности в употреблении понятий.

Отсутствие иерархии признаков (разделение их на главные и второстепенные) влечет за собой невозможность построения иерархической классификации типов соцветий, разбиения их на соподчиненные группы по степени сходства. Предпринималось множество попыток построения такого рода классификаций (Velenovsky, 1910), но ни одна из них не получила всеобщего признания. По-видимому, в рамках физиономического подхода эта задача неразрешима. Следовательно, единственная возможная форма представления физиономической классификации соцветий — простой список.

Из сказанного вытекает еще одно важное следствие: в рамках физиономической типификации невозможно установить меру сходства разных типов или различия между ними, определить степень их близости. Области разнообразия реальных структур, очерчиваемые этими типами, могут далеко отстоять друг от друга в «при-

знаковом пространстве» либо соприкасаться, либо частично или полностью перекрываться, но средствами физиономического подхода это обнаружить нельзя. Из-за этого нередко возникают недоразумения. Так, например, цветорасположение у *Mimulus guttatus* разные авторы описывают либо как «одиночные цветки на пазушных цветоносах», либо как «кисть», либо как «рыхлый олиственный терминальный пучок (cluster)» (Robinson, 1986); догадаться на основе этих описаний, что речь идет об одном и том же цветорасположении, невозможно. Примеры обратных ситуаций — отнесение существенно различных соцветий к одному типу — также нередки (Weberling, 1965; Кузнецова, 1985а).

Отсутствие единого набора существенных признаков, характеризующих все типы соцветий, автоматически приводит еще к одному пороку физиономической типификации: она, как выясняется, не охватывает полностью всего многообразия форм цветорасположений. Многие из них остаются за рамками классификации и не могут быть с уверенностью отнесены ни к одному из существующих типов соцветий. Это и понятно, так как из-за отсутствия единого конечного набора признаков мы в принципе не можем полностью «освоить» разнообразие соцветий, представить его в виде конечного числа типов, т.е. всех возможных комбинаций этих признаков. Отсюда вытекает, что у физиономической классификации соцветий отсутствует какая-либо прогностическая сила. Список известных на сегодняшний день типов соцветий может быть неограниченно продолжен за счет добавления к нему все новых и новых вариантов цветорасположений; однако всегда могут быть обнаружены формы, для которых в этой классификации не найдется места и наименования.

Физиономический подход имеет долгую историю: он существует уже более двух столетий, и за это время естественно претерпел некоторую эволюцию. В рамках этого подхода выделились некоторые независимые тенденции, принципы исследования, которые, так же как и разные подходы в рамках морфологии соцветий в целом, необходимо отчетливо различать во избежание путаницы. Замечено (Кузнецова, 1991б), что характеристики физиономических типов соцветий первоначально были чисто габитуальными (например, головка определяется Линнеем как соцветие, «состоящее из многочисленных цветков, плотно скученных в шар»), а позже появился интерес к закономерностям ветвления осей в соцветии, однако вытеснения габитуальных характеристик структурными не произошло: они сосуществуют в рамках единой физиономической типификации и, более того, нередко в рамках одного понятия, обозначающего тот или иной физиономический тип соцветия. В результате многие из этих понятий имеют двойной смысл. Так, например, метелка — это, с одной стороны, цветоносная осевая система, характеризующаяся строгой базитонией, причем оси всех порядков в ней завершаются цветками (Troll, 1964); это структурная характеристика. С другой стороны, метелка — это любое крупное, многократно разветвленное соцветие неопределенной пирамидальной или яйцевидной формы; именно так — чисто габитуально — трактует метелку большинство систематиков. Такую двойственность понятий ботаники в явном виде, как правило, не осознают, но иногда все же используют. Например, H. Wydler (1851), выделяя различные типы многочленных монохазиев, дает им двойные названия: кистевидная извилина, кистевидная улитка, колосовидная улитка, зонтиковидная извилина и т. д. В этих наименованиях в качестве первого эпитета используется название хорошо известного типа соцветия, взятое в чисто габитуальном смысле, а в качестве второго — также название типа соцветия, но с акцентом на структурном аспекте (в данном случае характеризующее особенности геометрии монохазия). Такие характеристики, по-видимому, воспринимаются вполне адекватно и достигают цели. Однако нередки случаи, когда двойственность понятий физиономического подхода приводит к недоразумениям. Как правило, для большинства типов соцветий неясно, насколько жесткой является связь между габитуальной и структурной характеристиками. Вследствие этого А.К. Скворцов (1971), например, считает совершенно некорректной характеристику «зонтиковидная метелка», данную соцветию *Viburnum opulus* авторами справочника «Деревья и кустарники». Скворцов, по-видимому, полагает, что понятие

«метелка» характеризует внешнюю форму соцветия (пирамидальную), а авторы справочника придерживаются другого мнения и полагают, что метелка (как структурный тип) может быть внешне похожа на зонтик. Определить, кто прав, в данной ситуации невозможно — неясность заложена в самой системе понятий.

Недавно в рамках физиономического подхода появился новый принцип описания типов соцветий, дополнительный к двум упомянутым выше. Он развивается главным образом в трудах W. Troll и его школы (Troll, 1964; Froebe, 1979) и базируется на представлениях о возможном генезисе форм соцветий. Исходя из этих представлений создаются новые термины, характеризующие эти формы с новой стороны. Так, например, соцветие «кисть» может быть названо «ботриоидом», если предполагается, что оно произошло от более разветвленной осевой системы (метелки, тирса) путем редукции некоторых ее элементов. По аналогичным соображениям зонтик может быть назван «сциадиоидом», головка — «цефалоидом», колос — «стахиоидом» и т.д. Нам, однако, введение этого дополнительного ряда терминов кажется нерациональным, поскольку он базируется на гипотезах о происхождении форм соцветий, которые, как правило, не удается удовлетворительно обосновать; более того, в рамках физиономического подхода сама возможность построения таких гипотез может быть поставлена под сомнение (обоснование этого положения см. далее).

Несмотря на перечисленные выше недостатки физиономического подхода, полностью отказаться от него мы не можем, хотя бы потому, что он прочно укоренился в сознании ботаников всех специальностей, повсеместно включается в учебные курсы, весьма легок и доступен для изучения. Кроме того, существует круг задач, для решения которых физиономический подход при всех его недостатках вполне пригоден и дает удовлетворительные результаты. Эти задачи не относятся к области собственно морфологии, а принадлежат к тем областям ботаники, в которых морфологические описания используются в качестве исходных данных. Таковы, например, исследования в области систематики, связанные с таксонами небольшого ранга (род, вид), работы по антэкологии, биологии развития и т.д.

Некоторые частные недостатки физиономического подхода можно ликвидировать путем внесения в него поправок и дополнений. По нашему мнению, эти усовершенствования должны производиться не в направлении максимального упрощения процедуры морфологического описания соцветия путем введения заведомо примитивных понятий и терминов, как это иногда делается при подготовке материала для таксономических и флористических баз данных (Pankhurst, 1984),[2] а на основе детального анализа принципов и возможностей физиономического подхода и рационального их использования. Так, на основе представлений о принципиальной равноценности признаков, которыми характеризуются физиономические типы соцветий, нами была построена комбинативная система типов (Кузнецова, 1991б; Кузнецова и др., 1992), базирующаяся на выявлении всех возможных сочетаний нескольких структурных признаков, наиболее часто используемых в работах по морфологии соцветий, выполненных в рамках физиономического подхода. Это позволило обнаружить разрешенные и запрещенные комбинации выбранных признаков, прояснить степень их скоррелированности, существенно формализовать описания типов. Однако охватить такой комбинативной системой все известные структурные типы соцветий оказалось принципиально невозможным. Габитуальные же характеристики соцветий мы предлагаем рассматривать как независимые по отношению к структурным типам и изучать взаимозависимости между теми и другими все тем же комбинативным способом. Однако как-либо упорядочить и формализовать габитуальные описания соцветий, по-видимому, совершенно невозможно.

---

[2]В работах такого рода можно встретить рекомендации по использованию для характеристики соцветий только особенностей их внешнего облика при полном игнорировании структурных характеристик. Результатом такой установки является, например, отнесение многих соцветий к сборному типу «пучок» («cluster»), что, конечно, крайне малоинформативно, или причисление многочленных монохазиев к «моноподиальным соцветиям», вследствие того что они похожи на кисть и у них как бы имеется единственная «главная ось» (Pankhurst, 1984).

Если процедура типификации соцветий в рамках физиономического подхода допускает, как мы видим, некоторые усовершенствования, то найти удовлетворительное решение вопроса о границе соцветия не удается. Поскольку единственным критерием соцветия при физиономическом подходе является визуальная обособленность этой структуры от вегетативной сферы растения, неизбежно обнаруживаются растения, вообще не обладающие соцветием в указанном выше смысле, а также растения, у которых отыскание границы соцветия наталкивается на неразрешимые затруднения. В подобных случаях целесообразно прибегать к помощи иных подходов к анализу соцветий; эти подходы будут описаны далее.

Типологический подход

Основа этого подхода была заложена в работах Troll (1964, 1969), в которых предлагалось, оставив в стороне расплывчатое понятие «соцветие», сосредоточить внимание на изучении структурных особенностей всей цветоносной осевой системы, развивающейся за один сезон (период цветения) из почки возобновления. Такая трактовка объекта исследования, несомненно, обладает большей универсальностью, чем соответствующие рассуждения в рамках физиономического подхода, так как подобную осевую систему можно отыскать практически у любого растения. Число признаков, которыми Troll предлагает характеризовать строение такой осевой системы, невелико и строго ограничено: эти признаки, связанные с закономерностями ветвления осей и завершения всех или некоторых из них цветками, по-видимому, представляют собой наиболее устойчивые и существенные черты строения подобных осевых систем. Наиболее важной закономерностью их структуры Troll считает следующую: практически во всякой цветоносной осевой системе существуют боковые оси (второго и более высоких порядков), повторяющие строение главной оси в важнейших чертах. Все эти оси заканчиваются некоторой группировкой цветков, имеющей специфическую для данного таксона структуру. (В предельном случае эта группировка может быть представлена отдельным цветком, завершающим ось). Такие «повторяющие» боковые оси Troll предлагает называть паракладиями.

Дальнейшее развитие этих идей (Maresquelle, 1964, 1970, 1971; Sell, 1967, 1968, 1969; и др.) позволило обнаружить еще одну любопытную закономерность в структуре односезонных цветоносных осевых систем, а именно возможность их упорядочения в так называемые псевдоциклические ряды, в которых через равные интервалы повторяются внешне сходные друг с другом формы, связанные между собой постепенными переходами. Эти сходные формы цветоносных осевых систем различаются лишь строением флоральных единиц (ФЕ) — тех собраний цветков, которыми заканчиваются главная ось и (по определению) все паракладии. На протяжении псевдоциклического ряда (при мысленном продвижении по нему слева направо) (рис. 1) строение ФЕ усложняется: так, если у формы *а* (рис. 1), стоящей в начале ряда, ФЕ — отдельный цветок, то у формы *г* (рис. 1) это — простая кисть и т.д. При переходе по псевдоциклическому ряду от одного привилегированного типа к другому (этим термином обозначаются формы, подобные *а* и *г*, в связи с высокой частотой их встречаемости по сравнению с прочими формами псевдоциклического ряда) новая, более сложная ФЕ как бы «собирается» из группы верхних паракладиев путем структурных преобразований, получивших названия дизъюнкции, рацемизации и усечения (рис. 1). Такой подход к изучению структуры цветорасположения обычно называют типологическим, для чего имеются веские основания. В рамках этого подхода выбран универсальный для всех цветковых объект исследования — цветоносная односезонная осевая система. Сравнение таких систем, обнаруживаемых у представителей разных таксонов, ведется по немногим признакам, также универсальным, т.е. имеющим смысл для всех объектов. Наконец, при таком изучении удается обнаружить некоторые общие закономерности строения объектов, выявить тип их структу-

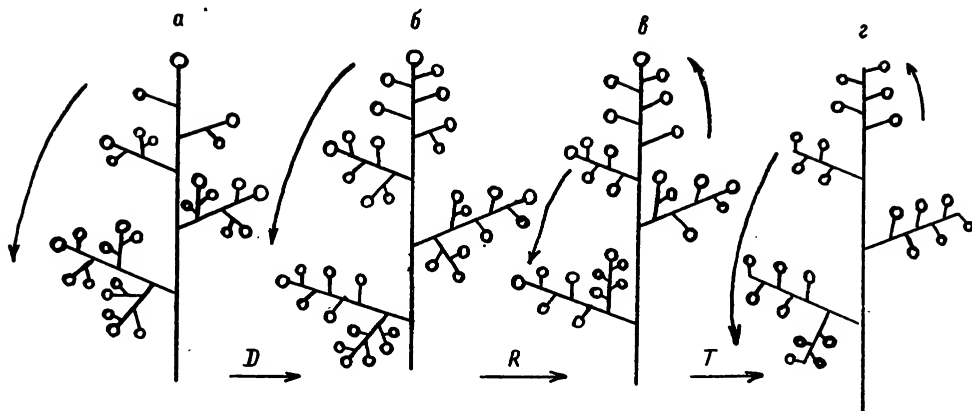


Рис. 1. Схема псевдоциклического ряда (*а—г*) синфлоресценций (I псевдоцикл).

Модусы преобразования форм в ряду: *D* — дизъюнкция, т.е. дифференциация паракладиев на два типа (верхние, слабо разветвленные, гомогенные, и нижние, богато разветвленные); *R* — рацемизация, т.е. изменение порядка распускания гомогенных паракладиев верхнего участка с базипетального на акропетальный; *T* — усечение (трункация), т.е. редукция терминального элемента (цветка) на главной оси и на богато разветвленных нижних паракладиях.

ры и описать пути преобразований различных вариантов этого типа (псевдоциклический ряд). Сам объект исследования получает в рамках типологического подхода особое название: совокупность главной оси цветоносной осевой системы с завершающей ее терминальной ФЕ и всех расположенных ниже паракладиев, несущих такие же ФЕ, предложено называть синфлоресценцией (Troll, 1964; Кузнецова, 1985а, б; Кузнецова и др., 1992). Очевидно, что значение этого термина несоизмеримо со значением термина «соцветие», так же как несоизмеримы те основания, на которых базируются оба понятия, принадлежащие двум различным комплементарным подходам.

Псевдоциклические ряды форм синфлоресценций, в общих чертах сходные со схемой, изображенной на рис. 1 (условимся называть такой ряд псевдоциклическим рядом s. str), обнаружены с разной степенью полноты во многих семействах: *Asteraceae, Apiaceae, Rosaceae, Campanulaceae, Euphorbiaceae* и др. Позднее были выявлены псевдоциклические ряды иного рода, а именно ряды, содержащие лишь привилегированные типы, без связующих форм, демонстрирующих различные переходные стадии дизъюнкции, рацемизации и усечения. Такие ряды удается обнаружить также во многих семействах цветковых: *Fabaceae, Acanthaceae, Scrophulariaceae, Gesneriaceae, Ericaceae* и др. Семейств, в которых выявлялись бы ряды обоих типов, не найдено. Как нами было выяснено (Кузнецова, 1987, 1988), псевдоциклические ряды второго типа, составленные, как кажется на первый взгляд, одними лишь привилегированными типами, включают в себя в качестве переходных форм так называемые интеркалярные соцветия, т.е. цветорасположения, представляющие собой цветоносные (флоральные) зоны, образованные пазушными (нередко сильно редуцированными) цветоносами на многолетней моноподиально нарастающей оси. Сами по себе интеркалярные соцветия синфлоресценциями не являются, так как в основе их лежат многолетние оси; однако в конкретных таксонах обычно легко прослеживаются генетические связи и гомологии между интеркалярными соцветиями и так называемыми псевдотерминальными соцветиями. Эти последние обычно обнаруживаются у представителей близкородственных групп и отличаются от интеркалярных соцветий только тем, что главная (лидерная) ось в них прекращает рост после образования первой же флоральной зоны, и после отцветания такая осевая система отмирает целиком. Обычно в таких случаях ниже флоральной зоны (которая фактически выступает в роли ФЕ) развиваются паракладии, и вся система представляет собой типичную синфлоресценцию, соответствующую по своей структуре привилегированному

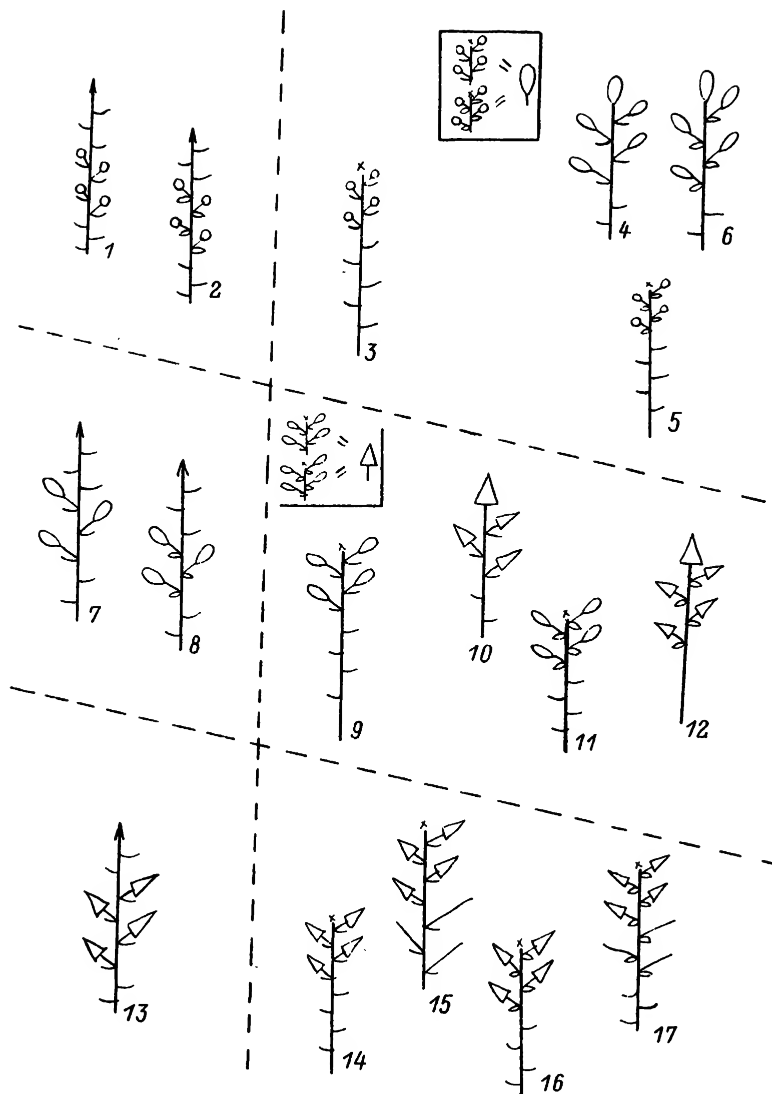


Рис. 2. Псевдоциклическое разнообразие цветорасположений в семействе бобовых.

Три псевдоцикла разделены наклонными штриховыми линиями. Справа от вертикальной штриховой линии — настоящие синфлоресценции, слева — интеркалярные соцветия. *1 — Cyclopia, Podalyria; 2 — Chamaecytisus; 3 — Genista tinctoria; 4 — Amorpha, Amphicarpaea; 5 — Thermopsis, Goodia, Lupinus; 6 — Cladrastis, Sophora japonica; 7 — Astragalus, Caragana, Colutea; 8 — Astragalus* subgen. *Tragacantha* (?); *9 — Astragalus, Vicia, Lathyrus; 10 — Ononis, Tephrosia; 11 — Desmodium; 12 — Dalbergia, Tephrosia, Desmodium; 13 — Apios, Pongamia, Tephrosia; 14, 15 — Psoralea; 16, 17 — Lespedeza.*

типу. Таким образом, в перечисленных выше семействах мы наблюдаем ряды форм цветорасположений, составленные из настоящих синфлоресценций и многолетних цветоносных осевых систем. На рис. 2 изображен такой ряд, составленный на основе изучения семейства бобовых и включающий в себя три псевдоцикла.

Замечательно то, что в псевдоциклических рядах обоих типов, демонстрирующих глубоко различные пути преобразования цветоносных структур, привилегированные типы в существенных чертах сходны. Это позволяет нам говорить о некоторой универсальной модели строения синфлоресценции, устойчиво воспроизводящейся в

разных таксонах на разной структурной основе. В этой модели предусмотрены: завершение главной оси ФЕ, расположение паракладиев на той же оси ниже терминальной ФЕ, их базитонное (в большинстве случаев) ветвление и базипетальное зацветание; зацветание же элементов ФЕ, если она не представлена единственным цветком, происходит акропетально. Рассматривая разнообразные варианты реализации этой модели в различных таксонах, можно заметить, что в большинстве случаев ФЕ обладает гораздо более заметными признаками специализации, чем синфлоресценция в целом. Так, например, в области ФЕ нередко наблюдается иной тип филлотаксиса, чем на прочих участках осевой системы; широко распространены укорочение междоузлий, трансформация кроющих листьев элементов ФЕ либо их полная редукция (например, в кистях у крестоцветных) и пр. (Kusnetzova, 1988; Кузнецова, 1991б). Отсюда следует, что именно ФЕ представляет собой тот элемент синфлоресценции, к которому во многих (но не во всех!) случаях можно применить понятие «соцветие», принадлежащее, как известно, физиономическому подходу, и установить хотя бы приблизительное терминологическое соответствие между двумя комплементарными подходами. Однако существуют растения, у которых ФЕ в синфлоресценции не обладает или почти не обладает признаками специализации, визуально выделяющими ее из осевой системы в целом, и понятие «соцветие» к таким растениям не применимо (достаточно вспомнить, например, *Peplis portula*). Поэтому полного соответствия между терминами и понятиями физиономического и типологического подходов нет и не может быть. Сказанное вновь свидетельствует о большей универсальности типологического подхода: его можно применять при изучении тех объектов, у которых соцветие в физиономическом смысле обнаружить не удается.

Исследования разнообразия синфлоресценций с позиций их соответствия универсальной модели позволили выявить некоторые количественные закономерности их строения. Структура синфлоресценции, как выяснилось, не настолько жестко детерминирована, как, например, структура цветка: она обладает определенной модификационной пластичностью и в ответ на условия произрастания может в некоторых пределах видоизменяться. Эти видоизменения в большинстве случаев затрагивают структуру паракладиев, причем связаны с количественными характеристиками этой структуры. Так, ответом на хорошие условия произрастания, на обилие ресурсов обычно является увеличение числа паракладиев и числа порядков их ветвления. У голодающих же экземпляров, напротив, число паракладиев невелико, нередко они вообще отсутствуют, а вся синфлоресценция состоит из одной ФЕ (Troll, 1964). Строение же самой ФЕ детерминировано гораздо более жестко и модификационным изменениям почти не подвергается. Такие данные еще более подчеркивают особую роль ФЕ в синфлоресценции. Они также важны для эволюционных и таксономических оценок различных признаков структуры синфлоресценции (см. далее).

Резюмируя вышесказанное, можно отметить, что типологический подход представляет собой универсальный инструмент для анализа цветорасположений весьма широкого круга объектов на единых основаниях, с помощью единого набора признаков. В рамках этого подхода основной операцией является построение сравнительно-морфологических рядов в пределах исследуемых таксонов, включающее в себя обязательную процедуру установления точных гомологий между элементами синфлоресценций, образующих этот ряд.

Ритмологический подход

Представления о некоторых своеобразных особенностях ритма развития соцветия, выделяющих его из осевой системы всего растения, существовали в морфологии с XIX в. (Бекетов, 1853; van Steenis, 1963), однако до недавнего времени они оставались как бы в тени и не выступали в качестве основания специальных исследовательских программ. Сейчас ситуация изменилась, так как стало ясно, что один из основных вопросов морфологии соцветий — вопрос о границе между соцветием и вегетативной

сферой — не может быть удовлетворительно решен средствами описанных выше двух подходов. О положении в физиономическом подходе говорилось выше; при типологическом же подходе вопрос о границе синфлоресценции считается как бы заранее решенным, и из контекста работ этого направления ясно, что структура цветоносной осевой системы изучается всегда в пределах однолетнего (односезонного) цветоносного побега. Именно в пределах такого побега и обнаруживаются описанные выше типичные структуры синфлоресценций, образующие псевдоциклический ряд. Однако мало-помалу накапливается материал, свидетельствующий о том, что корреляции между типичными структурами синфлоресценций (и соцветий) и особенностями ритма их развития (односезонность и пр.) не абсолютны, что существует немало неясных случаев, нуждающихся в специальном изучении.

Необходима в первую очередь конкретная разработка представлений о ритмологическом своеобразии цветоносных осевых систем, так как в разных работах, касающихся этого вопроса, приводятся различные ритмологические признаки. На основании анализа таких работ (van Steenis, 1963; Нухимовский, 1986; Schroeder, 1987) нами был построен ритмологический критерий синфлоресценции (пригодный и для соцветия в физиономическом смысле), включающий в себя три аспекта: 1) развитие в течение одного сезона (одного периода роста); 2) силлептическое ветвление; 3) полное отмирание всех осей после цветения и плодоношения (Кузнецова, 1991б). Опираясь на этот критерий, можно далее исследовать с его помощью различные варианты цветоносных осевых систем, сходных по строению с соцветиями либо с синфлоресценциями, но не удовлетворяющих каким-либо пунктам ритмологического критерия, выяснить частоты их встречаемости, таксономическую приуроченность, генетические связи. Такой метод дает следующие результаты.

1. В ряде таксонов, не связанных непосредственным родством, обнаружены достаточно редкие формы, называемые «многолетними соцветиями», — осевые системы, обладающие ярко выраженными признаками специализации (брактеозные кроющие листья, укороченные междоузлия и т.д.), но развивающиеся и цветущие в течение нескольких сезонов, с несколькими периодами покоя. По окончании цветения такая осевая система отмирает целиком. Наиболее широко известный пример такого «многолетнего соцветия» наблюдается у видов рода *Hoya* (ритм развития такого соцветия описан, например, в работе D. Carr, 1984). Еще более редки структуры, не обладающие в столь отчетливой форме признаками специализации и похожие, скорее, на «многолетние синфлоресценции»: они обнаружены у некоторых *Aizoaceae* (Troll, Weberling, 1981). В таких «синфлоресценциях» последовательное развитие паракладиев возрастающих порядков происходит крайне медленно — один порядок ветвления за год (!), поэтому цветение всей синфлоресценции растягивается на несколько сезонов. В целом многолетние соцветия и синфлоресценции имеют большое структурное сходство с соответствующими односезонными осевыми системами, которые, как правило, обнаруживаются в близкородственных таксонах; тесные генетические связи тех и других не вызывают сомнений. Также очевидна существенно бóльшая корреляция между соответствующими структурными типами и односезонным характером развития по сравнению с развитием за несколько сезонов. Напомним, что одно- и многосезонные соцветия и синфлоресценции объединяет одна особенность, входящая в ритмологический критерий: полное и синхронное отмирание всех осей по окончании цветения и плодоношения.

2. Более широко распространены (и потому представляют больший интерес) цветоносные структуры, сходные с соцветиями либо синфлоресценциями, для которых упомянутое выше условие не выполняется. Образующие их оси резко неравнодолговечны: одни существуют лишь в течение одного сезона, другие входят в состав многолетнего осевого скелета растения. Наиболее широко известные осевые системы такого типа — это интеркалярные соцветия, о которых мы уже упоминали. В таких «соцветиях» боковые пазушные цветоносы, образующие флоральную зону, весьма недолговечны (каждый из них в отдельности удовлетворяет всем пунктам ритмоло-

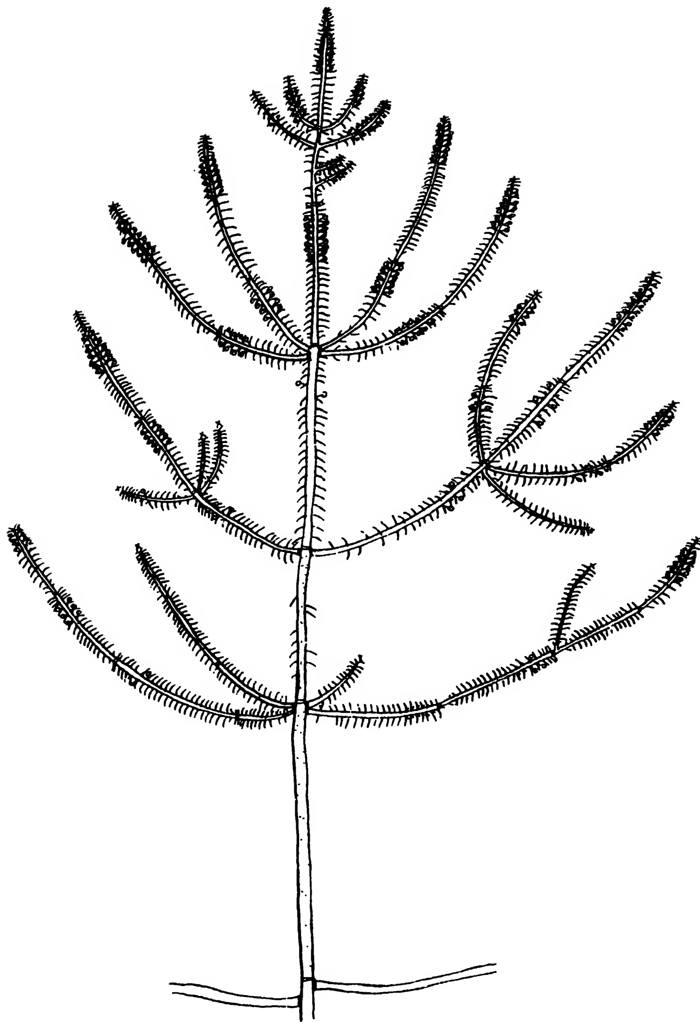


Рис. 3. Многолетняя цветоносная осевая система у *Erica vagans* (по: Temple, 1975).

гического критерия синфлоресценции), а лидерная ось, на которой располагается флоральная зона, может существовать достаточно долго, нарастая верхушкой и образуя все новые и новые флоральные зоны. Такая лидерная ось, как правило, образует время от времени боковые ветви того же строения, также несущие флоральные зоны — интеркалярные соцветия. Такие боковые оси несколько напоминают паракладии; а флоральная зона — ФЕ; отсюда некоторая степень структурного сходства интеркалярного цветорасположения с синфлоресценцией. Сходство это, впрочем, нарушается тем, что на одной и той же оси может образоваться несколько флоральных зон, одна над другой, перемежающихся зонами «паракладиев» (рис. 3). Эти различия не помешали, однако, ряду исследователей (Житков, Мамедова, 1983; Мамедова, 1985) попытаться описать всю многолетнюю осевую систему с интеркалярным цветорасположением как синфлоресценцию особого типа, введя для этого специальный термин «полисинфлоресценция». В таких работах, очевидно, есть рациональное зерно: ведь несомненными дериватами интеркалярных соцветий являются псевдо-

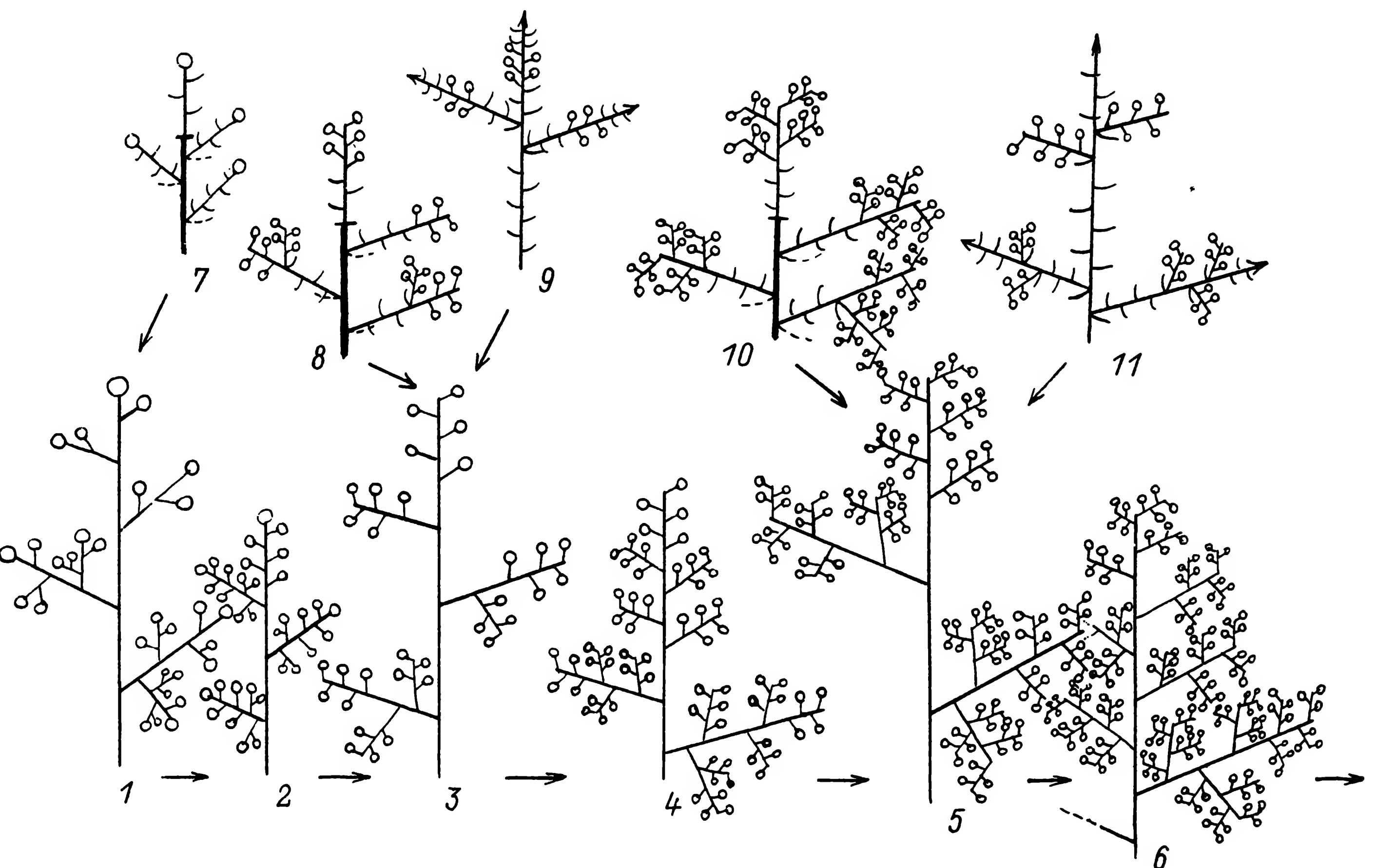


Рис. 4. Схема возможных путей эволюции типов цветорасположения.

1—6 — псевдоциклический ряд s.str., составленный настоящими синфлоресценциями; 7—11 — различные варианты многолетних цветоносных осевых систем.

терминальные соцветия, которые и в ритмологическом, и в структурном плане представляют собой настоящие синфлоресценции. Производный характер псевдотерминальных соцветий по отношению к интеркалярным подтверждается многими особенностями их строения и развития (более резко выраженная специализация ФЕ по сравнению с соответствующими флоральными зонами, выражающаяся в брактеозности кроющих листьев, укорочении междоузлий; строго акропетальное зацветание ФЕ и гораздо менее регулярный порядок зацветания боковых цветоносов во флоральной зоне и т.д.). Структурные же различия между теми и другими немалые и коррелируют с различиями по ритмологическому признаку — наличию или отсутствию полного отмирания всех осей после плодоношения. Впрочем, еще один элемент ритмологического критерия — силлептическое ветвление — для интеркалярных цветорасположений также не всегда выдерживается: в них возможно как силлептическое, так и пролептическое ветвление либо только пролептическое.

3. В различных группах цветковых обнаружено немало примеров цветоносных осевых систем, не относящихся к группе интеркалярных соцветий, но обладающих сходными особенностями, а именно определенной степенью структурного сходства с настоящими синфлоресценциями и несоответствием всем трем пунктам ритмологического критерия. Примерами таких осевых систем могут служить «двулетние синфлоресценции», у которых в 1-й год развивается вегетативный осевой «каркас», а на 2-й год на нем формируются цветоносные оси, тем или иным способом имитирующие ФЕ. Некоторые варианты таких цветорасположений изображены на рис. 4 (*8, 10*). Отмирание элементов осевой системы после отцветания у разных двулетних синфлоресценций происходит по-разному; важно отметить, что всем таким системам, как и интеркалярным соцветиям, свойственна неравнодолговечность осей. Такие осевые системы можно найти у видов *Weigela* (Weberling, 1982), *Thymus* (Гогина, 1990), *Chamaecytisus* (Кузнецова, 1990), у некоторых *Hamamelidaceae* (Endress, 1970, 1971). Изредка обнаруживаются осевые системы, напоминающие синфлоресценции, но развивающиеся более чем за два сезона (например, у *Lasiopetalum*; Classen, 1988). Осевые системы такого типа, так же как и интеркалярные соцветия, далеко не во всем сходны с настоящими синфлоресценциями; более того, их структуре свойственна определенная степень лабильности, индетерминированности. Эти особенности, несомненно, связаны со спецификой ритма развития.

Интерес к ритмологическим особенностям цветоносных осевых систем возникает в последнее время не только в рамках традиционной морфологии соцветий, но и в русле другого направления морфологических исследований, связанного с развитием концепции архитектурных моделей. В работах этого направления соцветие на растении традиционно отыскивается с помощью ритмологического критерия (в весьма упрощенном варианте), структурные же особенности соцветия вовсе не принимаются во внимание. Такой подход нередко порождает противоречия, поскольку: а) при работе с небольшими естественными таксонами с помощью ритмологического критерия у разных видов порой выделяются в качестве «соцветий» явно негомологичные элементы осевой системы (см., например, Савиных, 1981; Серебрякова, Богомолова, 1984); б) многие авторы не используют ритмологический критерий в полном объеме, а избирают лишь некоторые его аспекты, не всегда согласующиеся между собой; в) как показали недавние исследования, у многих растений бессезонного тропического климата вообще не удается выделить соцветие ни по структурным, ни по ритмологическим признакам, поскольку все цветоносные оси на растении (паракладии, побеги возобновления, побеги реитерации) по всей совокупности этих признаков образуют континуум (Cremers, 1986). Путь разрешения подобных ситуаций, дающий возможность адекватно описать цветорасположение у исследуемого объекта, по-видимому, таков: следует охарактеризовать осевую систему всего растения (вплоть до цветоножек) с помощью терминов и понятий концепции архитектурных моделей. Такие описания, по форме не имеющие ничего общего с морфологией соцветий, на деле вносят в нее большой вклад: они позволяют понять, к примеру, какие формы

агрегации цветоносных осей возможны у растений, к которым понятие «соцветие» (или «синфлоресценция») в традиционном смысле неприменимо, или каковы возможные варианты сочетаний ритмологических и структурных признаков цветорасположений в рамках таксона и т.д.

Морфогенез соцветий и компьютерное моделирование

Исследования в рамках описанных выше подходов к соцветию (синфлоресценции) как к целостному структурному блоку позволили подготовить к настоящему времени солидный базис для изучения соцветия как составной (модульной) структуры. На основании данных, полученных с помощью типологического и ритмологического подходов, мы можем указать наиболее существенные, универсальные особенности строения цветоносных осевых систем, становление которых в онтогенезе необходимо объяснить путем сведения его к столь же универсальным и устойчивым морфогенетическим механизмам. Эти особенности следующие: а) наличие паракладиев; б) их базитонное ветвление; в) скачкообразный переход от боковых осей типа паракладиев к боковым осям — элементам ФЕ; г) силлептическое ветвление, причем более «быстрое» в области ФЕ (она развивается и зацветает быстрее) и более «медленное» в области паракладиев; д) полное отмирание после цветения, несмотря на наличие «неизрасходованных» точек роста (открытые верхушки ФЕ, спящие почки в нижней части паракладиев и т.д.). Каждый из этих признаков в отдельности может быть обнаружен в строении вегетативного тела растения; однако проявление их в устойчивом комплексе, несомненно, связано с развитием репродуктивных органов.

Некоторые данные, накопленные в области физиологии роста и развития растений, можно сопоставить с названными выше признаками. Так, например, существуют достаточно обоснованные гипотезы о существовании флорального стимула, поступление которого в апекс вызывает перестройку его организации, переход в префлоральную фазу (Бернье и др., 1985; Полевой, Саламатова, 1991). После вступления в эту фазу апекс производит либо одиночный терминальный цветок, либо составную, комплексную ФЕ. В последнем случае в верхушечной области происходит резкое скачкообразное снижение апикального доминирования (предположительно за счет снижения концентрации ауксинов) и активизация ветвления, боковые оси образуются в непосредственной близости от апекса, в пазухах самых молодых листовых примордиев (Ростовцева, 1984). Таким образом, именно поступление флорального стимула в апекс является причиной раннего и быстрого формирования ФЕ. Дальнейшие онтогенетические события можно объяснить следующим образом. Есть данные, подтверждающие наличие каскада ингибирующих воздействий, направленных от верхушки главной оси синфлоресценции к паракладиям, причем сами паракладии ингибируют друг друга в базипетальном направлении, так что самые нижние паракладии оказываются наиболее угнетенными (Sell, 1967, 1980). Трансформация верхушки главной оси в терминальную ФЕ снимает ингибирование, «запуская» при этом флоральный морфогенез на паракладиях. Снятие ингибирования происходит также в базипетальном направлении, при этом верхние паракладии зацветают раньше, а нижние, прежде чем зацвести, проходят достаточно долгий путь вегетативного развития (отсюда базитонный характер ветвления и базипетальный порядок распускания в области паракладиев).

Изложенная выше схема, разумеется, еще недоработана: многие механизмы и факторы носят гипотетический характер, причинно-следственные связи недостаточно жестко детерминированы. Однако она, несомненно, помогает обозначить основные направления будущих исследований в области морфогенеза соцветий. Следует подчеркнуть, что эта схема в сущности описывает механизм становления в онтогенезе синфлоресценции привилегированного типа; в качестве насущных задач выступают, следовательно, изучение переходных форм псевдоциклического ряда и объяснение их нестабильности и редкой встречаемости.

Другое направление в изучении соцветия как модульной структуры — компьютерное моделирование — жестко связано с предыдущим. В самом деле, последовательное (пошаговое) построение структуры соцветия с помощью компьютера представляет собой в сущности модель его морфогенеза, а алгоритмы, по которым строится такая модель, должны быть в каком-то плане изоморфны механизмам реального морфогенеза (Корона, 1987). Именно этот принцип положен в основу работ по моделированию структуры соцветий, проводимых A. Lindenmayer с сотр. (Frijters, Lindenmayer, 1976; Frijters, 1978; Lindenmayer, 1984; Jannsen, Lindenmayer, 1987; Lindenmayer, Prusinkiewicz, 1988). В этом направлении достигнуты определенные успехи: в модели достаточно адекватно воспроизводятся структура и морфогенез синфлоресценций отдельных таксонов. Однако для раскрытия более общих закономерностей формирования синфлоресценций покрытосеменных этим исследованиям недостает прогностической силы: это связано с неполнотой экспериментальных данных о механизмах морфогенеза соцветий, которые могли бы быть положены в основу подобных моделей.

Некоторые приложения концепции комплементарных подходов: систематика и эволюционная морфология

Изложенные выше представления, по нашему мнению, могут быть полезны для оптимизации подбора таксонометрических признаков, связанных с соцветием. Действительно, с помощью трех различных подходов мы можем проанализировать структуру и ритм развития цветоносной осевой системы с самых разных сторон и получить гораздо более обширный набор признаков, чем тот, который в настоящее время повсеместно используется. Однако сделать выбор подхода для поиска признаков соцветия в конкретной таксонометрической ситуации нередко бывает трудно в связи с тем обстоятельством, что спектр разнообразия форм, выявляемых каждым из подходов, сам по себе невелик и в значительной мере универсален для всех цветковых. Неизбежным следствием этого является ярко выраженный параллелизм в проявлении признаков соцветий на разных таксономических уровнях, т.е. налицо рефрены в понимании S. Meyen (1973). Яркий пример такого рефрена — набор физиономических типов соцветий, который включается в почти неизменном виде в таксономические характеристики многих семейств: кисти, метелки, цимы, терминальные и пазушные одиночные цветки и т.д., т.е. практически все известные физиономические типы. Разумеется, такие характеристики семейств малоинформативны. Поэтому при подборе признаков необходимо проявлять известную гибкость и в каждом конкретном случае отдавать предпочтение тому подходу, который на данном таксономическом уровне дает возможность не выявлять рефрен, а отыскивать признаки, входящие в радикал таксона (Вавилов, 1920; Чайковский, 1990). Как показывает опыт, для решения многих таксономических задач первостепенное значение имеют типологические признаки. Типологический подход также полезен для оценки таксономического веса и надежности некоторых физиономических признаков, традиционно используемых в систематике. Так, например, легко показать ненадежность и нестабильность такого признака, как «ветвистое соцветие», обычно противопоставляемого признаку «неветвистое соцветие»: оба признака в приблизительном переводе на язык типологии означают число и степень разветвленности паракладиев, но эта характеристика цветоносного побега, как мы уже замечали, модификационно весьма лабильна. Для коррекции традиционных физиономических признаков весьма полезным может оказаться и ритмологический подход. Он, в частности, позволяет в ряде случаев показать, что осевая система, признаки которой расцениваются систематиками как «признаки соцветия», в ритмологическом отношении соцветием не является и, следовательно, не обладает жесткой детерминированностью строения, свойственной настоящим соцветиям. Признаки таких «соцветий» в таксономическом отношении ненадежны (Кузнецова, 1990).

Весьма плодотворным оказывается также использование представлений о трех комплементарных подходах для обсуждения вопросов эволюции соцветий. Очевидно, что эволюционные построения, основанные на физиономической типификации соцветий (см., например, Eames, 1961; Stebbins, 1973; Кондорская, 1991), не выдерживают критики. Во-первых, на базе физиономического подхода невозможно построить истинные сравнительно-морфологические ряды форм, основанные на точных гомологизациях, а только для таких рядов допустима эволюционная трактовка. Во-вторых, почти все типы соцветий, включаемые в подобные эволюционные схемы, при попытках их типологической интерпретации оказываются принадлежащими к I псевдоциклу. Следовательно, различия между ними сводятся к различиям в числе и степени разветвленности паракладиев, а эти признаки, как мы знаем, модификационно пластичны и эволюционно обратимы. В результате эволюционные схемы в рамках физиономического подхода могут быть с равным успехом прочитаны в любом направлении.

Более обоснованной представляется попытка истолковать в эволюционном плане сравнительно-морфологические ряды, построенные с помощью типологического и ритмологического подходов (рис. 4) (Кузнецова, 1992). Как псевдоциклический ряд s. str., положенный в основу нашей схемы (рис.4, *1—6*), так и многочисленные ряды, демонстрирующие различные пути перехода от многолетних цветоносных осевых систем к настоящим синфлоресценциям (рис. 4, *7—1, 8—3, 9—3, 10—5, 11—5*), построены вполне корректно с точки зрения гомологии составляющих их форм. Кроме того, имеются достаточные основания для того, чтобы расценивать их как эволюционные. Из приведенной схемы следует, что формы синфлоресценций, образующие псевдоциклический ряд s. str., могут возникать в разных группах родства различными путями: либо в результате структурных преобразований других синфлоресценций того же псевдоциклического ряда, либо путем перестроек ритма развития каких-либо многолетних цветоносных структур. Такая схема позволяет «снять» давно обсуждаемый и не получивший удовлетворительного решения вопрос об исходной, примитивной форме соцветия. Построенная нами схема позволяет говорить о множественности таких исходных типов, о широком полиморфизме цветоносных осевых систем, который в результате эволюционных преобразований как бы «стягивается» в единое русло псевдоциклического ряда s. str.

Автор выражает признательность Г.П. Яковлеву за плодотворное обсуждение основных положений настоящей работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бекетов А.Н. Очерк Тифлисской флоры с описанием лютиковых, ей принадлежащих. СПб.: Тип. штаба военно-учебн. завед., 1853. 56 с. — *Бернье Ж., Кине Ж.-М., Сакс Р.* Физиология цветения. Т. 2. Переход к репродуктивному развитию. М.: Агропромиздат, 1985. 317 с. — *Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1. М: Мир, 1989. 667 с. — *Вавилов Н.И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Саратов: Губполиграфотдел, 1920. 16 с. — *Гатцук Л.Е.* Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 1. С. 100—113. — *Гогина Е.Е.* Изменчивость и формообразование в роде Тимьян. М.: Наука, 1990. 208 с. — *Житков В.С., Мамедова Э.Т.* О развитии и строении побеговой системы растений рода *Episcia* в связи с морфологией соцветия семейства *Gesneriaceae* // Бюл. ГБС. 1983. Вып. 129. С. 95—100. — *Кондорская В.Р.* Монохазиальные соцветия // Биол. науки. 1990. № 2. С. 81—92. — *Кондорская В.Р.* Об эволюции соцветий // Биол. науки. 1991. № 3. С. 109—118. — *Корона В.В.* Основы структурного анализа в морфологии растений. Свердловск: Изд-во Уральск. гос. ун-та, 1987. 269 с. — *Кузнецова Т.В.* Методы исследования соцветий. 1. Описательный метод и концепция синфлоресценции Вильгельма Тролля // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985а. Т. 90. Вып. 3. С. 62—72. — *Кузнецова Т.В.* Методы исследования соцветий. 2. Концепция псевдоциклов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985б. Т. 90. Вып. 6. С. 92—105. — *Кузнецова Т.В.* О явлении псевдоциклического сходства у высших

растений // Журн. общ. биол. 1986. Т. 47. № 2. С. 218—233. — *Кузнецова Т.В.* Методы исследования соцветий. 3. Проблема интеркалярного соцветия // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 1. С. 81—97. — *Кузнецова Т.В.* Некоторые особенности типологии и тенденция эволюционных преобразований соцветий бобовых (подсемейство *Papi lionoideae*) // Проблемы макроэволюции. М.: Наука, 1988. С. 14—15. — *Кузнецова Т.В.* Морфология соцветий бобовых. 2. О двух типах цветорасположения в роде *Chamaecytisus* Link. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 2. С. 63—75. —. *Кузнецова Т.В.* О применении метода комплементарных моделей в ботанической морфологии // Журн. общ. биол. 1991а. Т. 52. № 2. С. 222—230. — *Кузнецова Т.В.* Морфология соцветий: современное состояние // Ботаника. Итоги науки и техники. М.: ВИНИТИ, 1991б. Т. 12. С. 51—174. — *Кузнецова Т.В.* Морфология соцветий: анализ комплементарных подходов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1992. 48 с. — *Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П.* Соцветие. Морфология и классификация. Л.: Изд-во ЛХФИ, 1992. 126 с. — *Мамедова Э.Т.* Структура цветоносных побегов в семействе геснериевых (*Gesneriaceae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 25 с. — *Нухимовский Е.Л.* Особенности фенетической организации биоморф семенных растений // Усп. совр. биол. 1986. Т. 102. № 2. С. 289—306. — *Полевой В.В., Саламатова Т.С.* Физиология роста и развития растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. 240 с. — *Ростовцева З.П.* Рост и дифференциация органов растения. М.: Изд-во МГУ, 1984. 152 с. — *Савиных Н.П.* Эволюционные преобразования побеговых систем при формировании трав сезонного климата (на примере секции *Veronica* рода *Veronica* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86. Вып. 5. С. 89—97. — *Серебрякова Т.И., Богомолова Т.В.* Модели побегообразования и жизненные формы в роде *Viola* // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 6. С. 729—742. — *Скворцов А.К.* Деревья и кустарники СССР. Т. 1—7 (1949—1965) // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 7. С. 1025—1034. — *Холтон Дж.* Тематический анализ науки. М.: Прогресс, 1981. 383 с. — *Чайковский Ю.В.* Элементы эволюционной диатропики. М.: Наука, 1990. 272 с. — *Carolin R.* The concept of the inflorescence in the order *Campanulales* // Proc. Linn. Soc. New South Wales. 1967. Vol. 92. P. 7—26. — *Carr D.* Positional information and plant morphology // Positional controls in plant development. Cambridge: Univ. Press, 1984. P. 349—374. — *Classen R.* Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Lasiopetalum (Sterculiaceae)* // Bot. Jahrb. 1988. Bd 109. H. 54. S. 501—527. — *Cremers G.* Architecture végétative et structure inflorescentielle de quelques *Melastomaceae* guianaises // Trav. et Doc. ORSTOM. 1986. N 199. P. 1—248. — *Eames A.* Morphology of the angiosperms. N.Y.: McGraw Hill Book Co., 1961. 518 p. — *Endress P.K.* Die Infloreszenzen der apetalen Hamamelidaceen, ihre grundsätzliche morphologische und systematische Bedeutung // Bot. Jahrb. 1970. Bd 90. H. 1/2. S. 1—54. — *Endress P.K.* Blütenstände und morphologische Interpretation der Blüten bei apetalen Hamamelidaceen // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1971. Bd 84. H. 1. S. 3—4. — *Frijters D.* Mechanism of developmental integration of *Aster novae-angliae* L. and *Hieracium murorum* L. // Ann. Bot. 1978. Vol. 42. P. 561—575. — *Frijters D., Lindenmayer A.* Developmental descriptions of branching patterns with paracladial relationships // Automate, languages, development. Amsterdam: North-Holland Publ. Co., 1976. P. 57—73. — *Froebe H.A.* Die Infloreszenzen der *Hydrocotyloideae (Apiaceae)* // Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Math.-naturwiss. Kl., Trop. und subtrop. Pflanzenwelt, 1979. N 29. S. 1—181. — *Hallé F.* Deux strategies pour l'arborescence: gigantisme et repetition // Naturalia Monspeliensia. Colloque international sur L'arbre. Montpellier, 1986. P. 159—170. — *Janssen J.M., Lindenmayer A.* Models for the control of branch positions and flowering sequences of capitula in *Mycelis muralis* (L.) Dumort. (*Compositae*) // New Phytol. 1987. Vol. 105. N 2. P. 191—220. — *Linden mayer A.* Positional and temporal control mechanisms in inflorescence development // Positional controls in plant development. Cambridge: Univ. Press, 1984. P. 461—486. — *Lindenmayer A., Prusinkiewicz P.* Developmental models of multicellular organism: a computer graphics perspective // Artificial life. SFI studies in the sciences of complexity / Ed. by C. Langton. Addison-Wesley Publ. Co., 1988. P. 221—249. — *Linné C.* Philosophia botanica. Stockholmiae; Kiesewetter, 1751. 362 p. — *Le Maout E., Decaisne J.* Traité générale de botanique descriptive et analytique. Paris: Firmin-Didot, 1876. 766 p. — *Maresquelle H.J.* Sur la filiation des inflorescences. 4-e rapport. La notion de racémisation en morphologie végétale // Mem. Soc. Bot. France. 1964. P. 96—100. — *Maresquelle H.J.* Le théme évolutif des complexes d'inflorescences. Son aptitude à susciter des problèmes nouveaux // Bull. Soc. Bot. France. 1970. T. 117. N 1-2. P. 1—4. — *Maresquelle H.J.* Evolutionstendenzen bei komplexen Infloreszenzsystemen // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1971. Bd 84. H. 3-4.

S. 187—188. — *Meyen S.V.* Plant morphology in its nomothetical aspect // Bot. Rev. 1973. Vol. 39. N 3. P. 205—260. — *Pankhurst R.J.* On the description of inflorescences // Databases in systematics. Syst. Association Spec. Vol. 26. London; Orlando: Acad. Press, 1984. P. 309—320. — *Rickett H.* The classification of inflorescences // Bot. Rev. 1944. Vol. 10. N 2. P. 187—231. — *Robinson D.F.* A notation for the growth of inflorescences // New Phytol. 1986. Vol. 103. N 3. P. 587—596. — *Rutishauser R.* Reproductive structures of the flowering plants // Progr. Bot. 1987. Vol. 49. P. 51—67. — *Rutishauser R., Sattler R.* Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany. 1. General consideration // Bot. Jahrb. 1985. Vol. 107. N 1-4. P. 415—455. — *Rutishauser R., Sattler R.* Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany. 2. Case study on leaf whorls: *Equisetum* and *Ceratophyllum* // Bot. Jahrb. 1987. Vol. 109. N 3. P. 227—255. — *Rutishauser R., Sattler R.* Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany. 3. Case study on shoot-like «leaves» and leaf-like «shoots» in *Utricularia macrorhiza* and *U. purpurea (Lentibulariaceae)* // Bot. Jahrb. 1989. Vol. 111. N 1. P. 121—137. — *Schroeder F.-C.* Infloreszenzen, Synfloreszenzen und Moduln. Eine terminologischer Beitrag zur Infloreszenzmorphologie // Bot. Jahrb. 1987. Vol. 108. N 4. P. 449—471. — *Sell Y.* Inhibition de floraison de nature corrélative chez *Veronica longifolia* L. // Compt. Rend. Acad. Sci. Paris. 1967. T. 264D. P. 821—824. — *Sell Y.* Les deux effects de la troncature. Cénéralisation de la notion d'inflorescence tronquée // Compt. Rend. Acad. Sci. Paris. 1968. T. 267D. P. 1825—1827. — *Sell Y.* Les complexes inflorescentielles des quelques Acanthacées. Etude particulière des phénomènes de condensation, de racémisation, d'homogénéisation et de troncature // Ann. Sci. Nat. Bot. 1969. T. 10. P.225—300. — *Sell Y.* Physiological and phylogenetical significance of the direction of flowering in inflorescence complexes // Flora. 1980. Vol. 169. P. 280—284. — *Stebbins G.L.* Evolutionary trends in the inflorescence of angiosperms // Flora. 1973. Vol. 162. P. 501—528. — *Steenis C. van.* Definition of the concept «inflorescence» with special reference to ligneous plants // Flora Malesiana Bull. 1963. Vol. 4. N 18. P. 1005—1007. — *Temple A. Ericaceae*: etude architecturale de quelques especes. Montpellier, 1975. 92 p. — *Tomlinson P.B.* Homology in modular organisms — concepts and consequences. Introduction // Syst. Bot. 1984. Vol. 9. N 4. P. 373. — *Troll W.* Die Infloreszenzen. Jena: Fischer Verlag, 1964. Bd 1. 615 S.; 1969. Bd 2. Teil. 1. 630 S. — *Troll W., Weberling F.* Infloreszenzstudien an Aizoaceen, Mesembryanthemaceen und Tetragoniaceen // Trop. und subtrop. Pflanzenwelt, 1981. Bd 35. S. 1—99. — *Velenovsky J.* Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Teil. 3. Prague: Verlagsbuchhandlung von Fr. Rivnáč, 1910. S. 733—1211. — *Weberling F.* Typologye of inflorescences // J. Linn. Soc. 1965. Vol. 59. P. 215—221. — *Weberling F.* Current problems of moden inflorescence morphology // Austr. Syst. Bot. Soc. Newslett. 1982. N 30. P. 3—21. — *Wydler H.* Über die symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Infloreszenzen // Flora. 1851. Bd 34. S. 289—312.

Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

Получено 13 II 1992

SUMMARY

A new concept of theoretical morphology of inflorescence is proposed. It is based on the idea of the so-called «complementary models». We distinguish three approaches which stress the integrity of the inflorescence as a specialized reproductive organ. These are physiognomical, typological and rhythmological approaches. The conceptual ground and the range of relevant problems are discussed for each approach. Using some other approaches we can consider inflorescence as a compound (modular) structure; the aim of such approaches is to disclose the law (the algorithm) of these modular constructions. These «reductionistic» approaches are: the study of morphogenesis and the computer simulation of inflorescence structure. Some applications of our ideas concerning complementarity in inflorescence morphology are briefly discussed; they include the problem of taxonomic characters based on inflorescence structure and some views on the evolution of inflorescence.

УДК 581.11:582.394

В.И. Абражко, М.А. Абражко

ВОДНЫЙ РЕЖИМ ПАПОРОТНИКОВ В СООБЩЕСТВАХ КОРЕННЫХ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ

V.I. ABRAZHKO, M.A. ABRAZHKO. THE WATER RELATIONS OF FERNS IN COMMUNITIES OF PRIMARY SPRUCE FORESTS

На основе результатов многолетних исследований дан сравнительный анализ водного режима 10 видов папоротников, произрастающих в сообществах зеленомошной, неморальной и травяно-болотной групп ассоциаций еловых лесов. Выявлены важнейшие закономерности и механизмы регуляции водообмена изученных видов, показаны диапазоны изменчивости показателей водного режима в сезонной динамике и основные факторы, их определяющие. Предпринята попытка оценить адаптивные нормы реакций папоротников в периоды достаточной влагообеспеченности и засухи.

Многие виды папоротников широко распространены и играют существенную роль в формировании коренных сообществ еловых лесов (Рысин, 1961). Являясь эдификаторами и доминантами травяно-кустарничкового яруса, они определяют во многих случаях особенности видового состава, возобновительного процесса, типологической структуры и динамики растительных сообществ.

Тем не менее с экологической точки зрения папоротники еловых лесов изучены крайне слабо. В литературе имеются лишь фрагментарные данные о водном режиме только некоторых видов (Смирнова, 1969, 1970; Шахова, 1969; Невский, 1975; Абражко, 1983; и др.). В связи с этим настоящее сообщение представляет собой попытку на фактическом материале дать общее представление о водном режиме, показать диапазоны изменчивости и нормы реакций папоротников на условия увлажнения и фитосреду в основных типах еловых лесов, где они широко распространены и занимают устойчивые ценотические позиции.

Материал и методика

Многолетние исследования (1968—1991 гг.) осуществлялись в относительно разновозрастных субклимаксовых сообществах еловых лесов на территории Центрально-лесного биосферного государственного заповедника (ЦЛБГЗ). Изученные коренные сообщества представляют собой зеленомошную, неморальную и травяно-болотную группы ассоциаций, играющих существенную роль в структуре лесного покрова южной подзоны восточноевропейской тайги. Они классифицируются как ельники чернично-кисличный (Piceetum oxalidoso-myrtillosum), кисличный (P. oxalidosum), кислично-папоротниковый (P. dryopteridoso-oxalidosum), неморально-кисличный (P. oxalidoso-nemoriherbosum), липняково-ясменниковый (P. asperuloso-tiliosum), ильмово-пролесниковый (P. mercurialioso-ulmosum), травяно-папоротниковый (P. dryopteridoso-herbosum), страусниковый (P. matteucciosum).

Детальная характеристика еловых лесов ЦЛБГЗ приведена в ряде публикаций (Структура ..., 1973; Факторы ..., 1983; Шапошников, 1988).

Наиболее широко распространенным видом в изученных сообществах является щитовник широкий *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray. Его ценотическая роль значительно выше, чем других видов. Почти во всех изученных сообществах обилие этого вида заметно выше, чем других папоротников, а проективное покрытие часто превышает 25—30%. Кочедыжник женский *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, голокучник обыкновенный *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., телиптерис буковый *Thelypteris phegopteris* (L.) Sloss., щитовник игольчатый *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs распространены широко, однако доля их участия в структуре травяного яруса заметно ниже, чем *Dryopteris dilatata*. Проективное покрытие каждого из них часто не превышает 0.5—1.0%. Правда, с повышением проточного увлажнения кочедыжник женский может развиваться в ельниках весьма успешно, часто не уступая щитовнику широкому. Произрастание орляка обыкновенного *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, щитовника мужского *Dryopteris filix-max* (L.) Schott, многорядника Брауна *Polystichum braunii* (Spenn.) Fée и пузырника судетского *Cystopteris sudetica* A. Br. et Milde на территории ЦЛБГЗ очень ограничено и локализовано лишь отдельными сообществами. Однако если 2 первых вида на прилегающей к ЦЛБГЗ территории встречаются все же довольно часто, то последние виды крайне редки (Миняев, Конечная, 1976). Заросли орляка приурочены к небольшим окнам. В ельнике чернично-кисличном папоротники развиты хуже, чем в других фитоценозах. В целом же наилучшее развитие папоротников наблюдается в ельниках страусниковом и травяно-папоротниковом.

Необходимо отметить, что леса ЦЛБГЗ формируются в условиях повышенного атмосферного увлажнения. Среднее многолетнее количество осадков составляет около 700 мм. Условный показатель увлажнения — гидротермический коэффициент равен 1.8. Это обусловливает и высокий уровень влагообеспеченности растений, многие важные особенности их водного режима в коренных сообществах еловых лесов.

Сравнительные исследования водного режима папоротников включали в себя циклы сопряженных друг с другом определений основных эколого-физиологических показателей, изучение водного режима почв и факторов фитоклимата. Основное внимание было сосредоточено на получении полного диапазона характеристик водного режима, отражающих все основные типы погодных условий и сезонную динамику развития папоротников. Количество таких наблюдений для каждого вида и типа сообществ было близким, за небольшим исключением. Это позволило получить относительно однородные данные для сравнительного анализа изученных видов и типов сообществ.

Интенсивность транспирации определяли методом быстрого взвешивания (Иванов и др., 1950). В основу определения водного дефицита положена методика O. Stocker (1929). Измерения сосущей силы в вайях проводили компенсационным методом с помощью рефрактометра (Максимов, Петинов, 1948). Осмотическое давление клеточного сока определяли криоскопическим методом (Гусев, 1960). О водоудерживающей способности судили по потерям воды за 3 ч отрезками вай в стеклянных бюксах, помещенных в эксикаторы над концентрированным раствором хлористого магния, где устанавливалась сравнительно низкая относительная влажность воздуха — около 33%.

Определения сосущей силы, водного дефицита, оводненности вай производили в 13—14 ч с небольшими отклонениями.

При определении характеристик водного режима у папоротников использовали образцы (отрезки), взятые из средних частей вай.

Регулярные изменения давления почвенной влаги в полевых условиях в диапазоне от 0 до −0.5 атм осуществляли с помощью тензиометров. Величины более низких значений находили с помощью тарировочных кривых зависимости давления почвенной влаги от влажности почвы, полученных криоскопическим и психрометрическим методами.

Результаты и их обсуждение

Приведенные характеристики водного режима папоротников (табл. 1) получены в явно преобладающие периоды высокой влагообеспеченности. Запасы влаги в почвах изученных сообществ в сезонной и погодичной динамике несколько колебались, но находились в легкодоступном состоянии. Об этом свидетельствуют и величины давления почвенной влаги, которые в эти периоды во всех типах сообществ не опускались ниже $-0.4 \div -0.5$ атм.

В целом, если судить по одним и тем же видам, различия в характеристиках водного режима папоротников в сообществах разных типов незначительны, что определяется в основном очень близкими нивелирующими условиями их фитоклимата и почвенного увлажнения.

Среднедневная интенсивность транспирации колеблется от наименьшего значения у *Polystichum braunii* (122 мг/г·ч) до наибольшего у *Cystopteris sudetica* — 267 мг/г·ч. Следует при этом отметить, что в отличие от других видов *Polystichum braunii* имеет относительно хорошо выраженную ксероморфную структуру вай: глянцевую поверхность с кожистым эпидермисом, по краям небольшое войлочное опушение. Очевидно, это способствует некоторому уменьшению его транспирационных расходов. Другие папоротники занимают промежуточное положение между названными видами. Различия между ними невелики и порой недостоверны.

Многочисленные литературные данные (Pisek, Cartellieri, 1932; Walter, 1960; Алексеенко, 1976; Белая, 1978; Лархер, 1978; Горышина, 1979; Бейдман, 1983; и др.) свидетельствуют о том, что изученные папоротники характеризуются довольно низким уровнем транспирации. При достаточной влагообеспеченности многие группы травянистых растений других регионов и формаций значительно превышают полученные нами величины, иногда на порядок и более. Это объясняется прежде всего специфическим фитоклиматом коренных еловых лесов и в первую очередь режимом солнечной радиации. Действительно, как показали исследования В.А. Алексеева (1975), приток фотосинтетически активной радиации (ФАР) к травяно-кустарничковому ярусу в еловых лесах Центрально-лесного заповедника составляет всего 12—14% от ФАР, получаемой травяно-кустарничковым ярусом на открытом месте, причем различия между типами ельников с нормальными древостоями по этому показателю невелики. Средняя относительная влажность воздуха за вегетационный период высока и составляет около 80%. Под пологом древостоев снижается амплитуда температурных колебаний, заметно уменьшается скорость ветра, что также способствует снижению интенсивности водообмена папоротников и существенно отражается на других характеристиках их водного режима.

Амплитуда колебаний интенсивности транспирации в сезонной и погодичной динамике значительна. Четкой сезонной динамики этого процесса не обнаружено, поскольку погодные условия в различные сезоны вегетации очень неустойчивы и динамичны. Наибольшие среднедневные величины интенсивности транспирации для всех видов в основном получены в начале вегетации (середина мая—начало июня) в теплые солнечные дни, когда влажность воздуха снижалась до 40—30% и менее, а молодые вайи были еще в стадии роста и обладали самой низкой водоудерживающей способностью. Однако такие погодные условия бывают не каждый год. Наиболее низкая транспирация характерна для пасмурных холодных дней с пониженной температурой и высокой влажностью воздуха, что может наблюдаться фактически в любое время вегетационного периода. В целом же осенью интенсивность транспирации значительно ниже, чем в летний период, особенно в холодную дождливую погоду.

Водный дефицит у изученных папоротников характеризуется довольно низкими и близкими средними величинами (3—6%). Такие значения водного дефицита указывают на высокую влагообеспеченность растений во всех типах сообществ. Максимальные величины водного дефицита редко превышают 8—13%. Эти значения зафиксированы у папоротников в жаркие солнечные дни при некотором снижении

ТАБЛИЦА 1

Показатели водного режима папоротников в сообществах еловых лесов
(над чертой — средняя величина, под чертой — диапазон отклонений, *n* — количество дней определений)

Тип сообщества	Вид	Среднедневная интенсивность транспирации, мг/г·ч		Водный дефицит, %		Содержание воды, %		Сосущая сила, атм		Осмотическое давление клеточного сока, атм		Потеря воды в эксикаторе над раствором $MgCl_2$ за 3 ч, %	
		$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n
Ельник чернично-кисличный	*Dryopteris dilatata*	134±12 / 68—246	17	6.0±0.5 / 0.8—12.2	24	76.0±0.4 / 71.7—82.0	40	5.7±0.5 / 2.5—11.2	20	11.9±0.5 / 8.9—15.8	17	17.6±1.2 / 12.4—29.6	16
	D.carthusiana	158±14 / 75—268	15	5.5±0.5 / 0.5—10.9	22	74.8±0.4 / 70.4—81.1	37	6.1±0.6 / 2.5—11.6	18	12.0±0.5 / 8.0—15.0	16	17.8±1.2 / 12.6—29.9	15
	Athyrium filix-femina	170±16 / 82—312	17	3.8±0.4 / 0.3—8.9	22	79.6±0.5 / 74.1—86.0	37	4.2±0.4 / 2.0—9.1	18	10.1±0.3 / 7.4—11.7	16	20.7±1.3 / 15.3—34.0	15
	Gymnocarpium dryopteris	183±17 / 83—281	18	5.6±0.5 / 0.4—13.3	24	77.3±0.4 / 72.0—83.9	40	5.7±0.5 / 2.5—12.2	19	13.5±0.6 / 8.8—16.1	17	25.1±1.5 / 17.6—39.6	16
	Thelypteris phegopteris	155±15 / 71—254	17	4.1±0.4 / 0.2—10.6	23	78.3±0.5 / 72.2—84.8	38	4.9±0.4 / 2.2—9.3	18	11.0±0.6 / 7.4—15.2	16	23.4±1.4 / 18.3—37.4	15
Ельник кисличный	*Dryopteris dilatata*	151±14 / 52—248	15	4.4±0.4 / 1.2—7.5	18	76.3±0.8 / 67.5—87.6	34	6.7±0.8 / 2.0—11.2	16	11.3±0.5 / 8.3—15.0	18	18.1±0.8 / 12.9—24.0	16
	D.carthusiana	147±14 / 52—242	15	4.2±0.4 / 1.5—7.3	18	75.0±0.8 / 66.4—87.3	34	6.6±0.8 / 2.0—11.4	16	11.5±0.5 / 8.2—15.8	18	18.5±0.8 / 13.0—24.4	16
	Athyrium filix-femina	145±14 / 46—245	14	3.0±0.3 / 0.7—5.0	18	80.6±0.8 / 71.1—89.8	34	5.1±0.6 / 2.0—10.6	16	9.3±0.4 / 7.1—12.2	17	20.6±0.9 / 16.4—26.0	16
	Gymnocarpium dryopteris	186±17 / 75—285	14	3.7±0.4 / 1.4—6.0	18	77.9±0.9 / 68.8—88.7	34	6.3±0.7 / 2.5—11.2	16	12.3±0.5 / 8.7—16.2	18	26.0±1.1 / 20.6—33.6	16
	Thelypteris phegopteris	177±15 / 76—264	15	3.5±0.4 / 0.9—5.6	18	79.2±0.8 / 70.2—89.3	34	4.5±0.5 / 2.0—8.5	16	9.6±0.4 / 7.2—14.2	18	24.1±1.1 / 18.5—30.8	16

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Тип сообщества	Вид	Среднедневная интенсивность транспирации, мг/г·ч		Водный дефицит, %		Содержание воды, %		Сосущая сила, атм		Осмотическое давление клеточного сока, атм		Потеря воды в эксикаторе над раствором $MgCl_2$ за 3 ч, %	
		$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n
Ельник кислично-папоротниковый	*Dryopteris dilatata*	150±13 / 63—243	16	4.7±0.4 / 1.2—8.3	18	76.5±0.6 / 72.2—86.1	34	6.8±0.8 / 2.5—11.8	18	11.7±0.6 / 8.6—17.7	18	16.2±0.8 / 10.8—21.7	16
	D.carthusiana	173±15 / 67—322	15	4.6±0.5 / 0.7—7.7	16	75.7±0.6 / 71.1—85.4	32	7.1±0.8 / 2.2—12.4	17	11.9±0.6 / 8.4—18.2	16	16.8±0.7 / 13.5—22.0	16
	Athyrium filix-femina	167.3±13 / 66—277	15	3.3±0.4 / 0.7—6.6	16	80.1±0.7 / 75.1—89.6	31	5.0±0.6 / 1.5—9.2	17	10.0±0.4 / 7.4—14.3	17	19.7±0.7 / 16.5—24.1	15
	Gymnocarpium dryopteris	231±20 / 70—434	16	4.3±0.6 / 0.8—9.2	18	76.8±0.7 / 71.0—89.4	34	6.4±0.7 / 2.5—14.5	18	13.1±0.6 / 8.8—18.4	18	24.7±1.0 / 20.8—32.5	16
	Thelypteris phegopteris	186±17 / 76—292	16	3.7±0.5 / 0.6—7.4	16	78.7±0.7 / 74.1—85.9	32	5.3±0.6 / 2.0—9.4	17	10.1±0.6 / 7.1—15.8	17	22.2±0.9 / 18.4—29.7	16
	Pteridium aquilinum	211±19 / 70—344	16	4.2±0.4 / 1.0—8.3	18	79.6±0.7 / 73.8—90.3	34	6.6±0.7 / 2.5—12.5	18	13.4±0.6 / 7.7—19.4	18	19.3±0.8 / 15.6—26.7	16
Ельник неморально-кисличный	*Dryopteris dilatata*	140±13 / 58—238	16	4.5±0.4 / 1.3—7.4	20	76.7±0.5 / 71.3—85.8	36	7.0±0.7 / 2.7—11.7	18	11.4±0.6 / 8.1—17.2	16	18.8±0.8 / 14.8—24.2	16
	D.carthusiana	148±14 / 55—263	16	4.0±0.4 / 1.0—7.0	18	76.1±0.5 / 72.5—85.4	34	7.4±0.8 / 2.7—11.2	18	11.7±0.6 / 8.3—18.0	16	19.0±0.8 / 14.9—24.4	16
	D.filix-mas	144±13 / 63—223	16	3.4±0.3 / 1.1—5.9	20	75.4±0.6 / 71.0—82.7	37	6.6±0.6 / 2.7—11.4	18	10.9±0.6 / 7.2—18.0	18	13.5±0.7 / 8.4—17.9	17
	Athyrium filix-femina	168±15 / 71—297	15	2.7±0.3 / 0.7—4.8	19	81.5±0.6 / 77.3—90.0	35	5.2±0.5 / 2.0—7.5	17	9.6±0.5 / 6.8—13.4	16	20.4±0.8 / 15.4—25.0	16
	Gymnocarpium dryopteris	186±15 / 81—303	16	2.8±0.3 / 0.5—5.2	20	77.5±0.7 / 72.2—87.3	36	7.2±0.7 / 2.5—12.6	18	12.3±0.6 / 8.4—16.5	16	25.1±1.4 / 18.5—35.6	16
	Thelypteris phegopteris	159±13 / 65—275	15	2.7±0.3 / 0.8—4.6	19	79.4±0.6 / 73.8—88.4	35	5.4±0.5 / 2.0—8.7	18	10.0±0.6 / 7.1—16.1	16	22.8±1.1 / 17.8—32.2	16

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Тип сообщества	Вид	Среднедневная интенсивность транспирации, мг/г·ч		Водный дефицит, %		Содержание воды, %		Сосущая сила, атм		Осмотическое давление клеточного сока, атм		Потеря воды в эксикаторе над раствором $MgCl_2$ за 3 ч, %	
		M±*m*	*n*	*M*±*m*	*n*	*M*±*m*	*n*	*M*±*m*	*n*	*M*±*m*	*n*	*M*±*m*	*n*
Ельник липняково-ясменниковый	*Dryopteris dilatata*	139±9 / 44—268	24	5.3±0.5 / 0.4—10.2	20	77.2±0.6 / 69.4—84.0	40	5.3±0.5 / 2.0—10.5	18	11.6±0.4 / 8.4—14.9	18	15.9±0.9 / 12.3−26.9	20
	D.carthusiana	159±13 / 53—295	21	4.9±0.5 / 0.6—9.5	18	76.1±0.6 / 68.4—83.6	38	5.6±0.5 / 2.0—11.0	17	11.9±0.5 / 8.3—16.0	16	16.3±1.0 / 12.8—27.3	20
	Athyrium filix-femina	174±15 / 40—337	21	3.4±0.4 / 0.5—8.0	18	81.5±0.6 / 73.8—88.0	38	4.0±0.4 / 1.4—8.4	18	9.9±0.4 / 7.2—12.5	16	17.6±1.2 / 13.4—31.0	20
	Gymnocarpium dryopteris	173±14 / 52—315	24	3.6±0.5 / 0.2—12.7	20	78.9±0.6 / 71.1—88.1	40	5.4±0.5 / 1.8—11.8	18	13.0±0.6 / 8.4—16.6	18	21.5±1.3 / 16.8—37.5	20
	Thelypteris phegopteris	160±13 / 39—286	23	3.4±0.4 / 0.2—7.9	19	80.7±0.6 / 73.1—88.3	39	4.5±0.4 / 1.5—8.7	17	10.5±0.5 / 7.4—13.8	16	20.6±1.2 / 16.3—36.7	20
	Matteuccia struthiopteris	151±13 / 48—274	21	3.5±0.4 / 0.4—8.8	19	82.2±0.6 / 73.7—89.1	37	4.7±0.4 / 1.5—9.7	18	12.0±0.5 / 8.8—16.5	16	17.6±1.1 / 13.3—30.3	18
Ельник ильмово-пролесниковый	*Dryopteris dilatata*	157±14 / 72—224	14	4.2±0.5 / 0.7—8.3	16	75.9±0.7 / 70.7—84.4	33	6.0±0.6 / 2.4—11.1	18	11.2±0.5 / 8.2—15.2	16	18.3±0.9 / 13.1—23.2	17
	Athyrium filix-femina	167±14 / 84—276	13	2.8±0.4 / 0.4—4.9	16	80.2±0.8 / 76.0—88.7	32	4.2±0.4 / 1.5—7.8	18	9.6±0.4 / 7.1—12.2	16	20.0±1.0 / 13.0—25.4	16
	Gymnocarpium dryopteris	211±19 / 88—293	13	3.0±0.4 / 0.0—8.8	20	78.2±0.7 / 72.8—88.3	36	5.7±0.6 / 2.0—11.6	18	12.0±0.5 / 8.3—16.0	16	28.3±1.3 / 21.8—35.7	16
	Thelypteris phegopteris	185±18 / 82—265	14	2.9±0.3 / 0.0—5.4	19	80.3±0.7 / 73.2—89.3	35	4.7±0.5 / 2.0—9.0	18	10.0×0.5 / 7.4—13.5	16	24.4±1.2 / 18.8—32.2	16
	Cystopteris sudetica	276±25 / 94—448	15	2.7±0.3 / 0.3—7.3	20	82.2±0.6 / 77.6—90.6	37	5.3±0.6 / 2.0—8.3	18	10.3±0.5 / 6.8—14.4	16	23.7±1.2 / 15.9—32.7	17

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Тип сообщества	Вид	Среднедневная интенсивность транспирации, мг/г·ч		Водный дефицит, %		Содержание воды, %		Сосущая сила, атм		Осмотическое давление клеточного сока, атм		Потеря воды в эксикаторе над раствором $MgCl_2$ за 3 ч, %	
		$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n
Ельник травяно-папоротниковый	*Dryopteris dilatata*	153±13 / 80—307	14	4.2±0.4 / 0.9—6.3	18	76.4±0.7 / 68.6—85.3	36	6.2±0.7 / 1.7—11.0	18	11.1—0.5 / 8.2—16.1	18	16.9±1.0 / 8.6—22.5	18
	D.carthusiana	173±15 / 86—328	14	4.0±0.4 / 0.9—5.8	18	75.5±0.7 / 68.5—84.2	34	6.4±0.8 / 1.5—12.0	17	11.3±0.5 / 8.1—16.9	17	16.5±1.0 / 10.3—22.9	16
	Athyrium filix-femina	186±16 / 96—325	14	2.7±0.3 / 0.4—4.2	17	81.2±0.8 / 70.1—88.4	33	4.3±0.5 / 1.5—7.9	18	9.7±0.4 / 8.0—12.9	18	18.7±1.1 / 11.2—25.5	16
	Gymnocarpium dryopteris	190±16 / 93—340	15	3.2±0.4 / 0.2—5.7	17	79.0±0.9 / 72.7—89.1	33	6.2±0.7 / 1.7—11.0	18	12.0±0.5 / 8.7±17.2	18	23.5±1.1 / 17.8—30.7	16
	Thelypteris phegopteris	202±17 / 92—344	15	2.8±0.3 / 0.7—4.5	17	79.7±0.8 / 71.3—88.5	33	5.2±0.6 / 1.5—8.3	18	9.8±0.4 / 7.6—12.3	18	22.3±1.2 / 13.1—29.8	16
	Matteuccia struthiopteris	174±16 / 67—296	15	3.3±0.4 / 0.7—4.9	18	80.2±0.8 / 71.2—88.4	36	4.9±0.5 / 1.7—7.6	18	11.7±0.5 / 8.7—16.0	18	19.4±0.9 / 15.2—26.4	18
Ельник страусниковый	*Dryopteris dilatata*	145±11 / 65—269	19	5.0±0.5 / 0.9—8.1	20	75.3±0.5 / 70.6—84.4	36	7.1±0.7 / 2.7—11.6	18	11.5±0.5 / 8.4—15.6	18	17.4±0.8 / 12.5—22.3	16
	D.carthusiana	171±13 / 74—288	15	4.2±0.5 / 1.1—7.6	18	74.6±0.5 / 70.5—83.6	33	6.3±0.7 / 2.5—11.6	17	11.8±0.5 / 8.4—16.1	16	17.8±0.8 / 13.4—22.6	15
	Athyrium filix-femina	178±14 / 57—349	18	3.1±0.3 / 0.5—4.7	19	79.9±0.6 / 73.7—88.8	34	5.2±0.5 / 1.5—8.8	17	9.5±0.3 / 7.0—10.7	16	21.8±1.0 / 16.9—28.9	15
	Gymnocarpium dryopteris	192±16 / 65—316	17	4.2±0.5 / 0.1—8.5	20	77.1±0.7 / 71.3—87.7	35	6.8±0.7 / 2.7—12.5	18	11.9±0.6 / 8.0—16.5	16	28.4±1.2 / 17.6—34.9	15
	Thelypteris phegopteris	194±14 / 71—295	17	3.5±0.4 / 0.3—7.0	19	79.1±0.7 / 69.9—89.4	34	4.7±0.5 / 2.0—8.4	17	10.1±0.5 / 7.2—14.1	16	24.7±1.1 / 19.3—31.6	15
	Polystichum braunii (1)	122±11 / 38—196	15	3.6±0.4 / 0.4—6.5	18	75.1±0.7 / 66.0—89.2	34	7.3±0.8 / 2.7—10.7	16	9.9±0.6 / 7.11—16.4	17	14.3±0.7 / 9.2—18.0	16
	Polystichum braunii (2)	146±11 / 58—204	15	6.0±0.6 / 0.8—11.3	18	68.4±0.5 / 61.1—73.1	34	9.2±0.7 / 5.4—11.8	16	11.8±0.5 / 10.6—16.9	17	18.0±0.8 / 13.4—23.3	16
	Matteuccia struthiopteris	167±12 / 70—303	18	3.9±0.5 / 0.8—8.5	20	78.4±0.6 / 72.2—85.5	36	6.8±0.7 / 2.2—10.7	17	11.7±0.5 / 8.8—16.7	18	18.6±0.9 / 12.7—23.7	16

Примечание. *Polystichum braunii*: (1) — вайи текущего года, (2) — вайи прошлого года.

влажности почвы (подстилки) и при повышенной транспирации и напряженности факторов фитоклимата, но обнаружены не у всех видов и не во всех сообществах. Наибольшие величины водного дефицита далеки от сублетальных значений, которые превосходят их в 4—5 раз. В пасмурную дождливую погоду с прекращением транспирации водный дефицит у папоротников фактически отсутствует.

Интересно, что наиболее типичные луговые (световые) растения южной подзоны тайги характеризуются более высоким водным дефицитом, чем лесные (теневые) виды, в том числе и папоротники. Средние значения этого показателя у них колеблются от 8—10 до 24—25% при максимальных величинах 30—37% (Алексеенко, 1976).

Изученные папоротники характеризуются довольно высокой оводненностью вай. Средние величины этого показателя находятся в пределах 75—82% при максимальных значениях, превышающих 87—90%. Примечательно, что наиболее высокое содержание воды наблюдается у более мезоморфного *Cystopteris sudetica*, обладающего наиболее высокой интенсивностью транспирации. В то же время наименьшее содержание воды у ксероморфного *Polystichum braunii* сочетается с самой низкой транспирацией.

Амплитуда колебаний оводненности папоротников отражает в основном сезонную динамику и закономерное снижение содержания воды в вайях от весны к осени.

Сосущая сила у папоротников невысока. Средние значения этого показателя у различных видов находятся в диапазоне 4.0—7.4 атм, причем самые высокие значения зарегистрированы у *Dryopteris carthusiana* и *Polystichum braunii*, самые низкие — у *Athyrium filix-femina*. Однако в сезонной и погодичной динамике сосущая сила в вайях изменяется в широких пределах, отражая как возрастные состояния растений, так и флуктуации погодных условий. Наиболее широкий диапазон отклонений имеет *Gymnocarpium dryopteris*, обладающий поверхностной корневой системой и более чувствительный к увлажнению почвы. У этого вида зарегистрированы и самые высокие величины сосущей силы — до 14.5 атм. Сезонная динамика сосущей силы у всех папоротников имеет четкую тенденцию к ее увеличению от весны к осени, причем в наиболее продолжительный летний период колебания величин сосущей силы могут быть очень значительными в соответствии с сильными изменениями напряженности факторов микроклимата. Минимальная сосущая сила наблюдалась весной в холодную пасмурную погоду у молодых, еще несформировавшихся вай, характеризующихся самой высокой оводненностью и наиболее низким осмотическим давлением клеточного сока.

Величины сосущей силы у папоротников укладываются в диапазон значений 1—16 атм, полученных для трав гумидных областей, в том числе и еловых лесов (Смирнова, 1969; Нахуцришвили, 1971; Белая, 1978; Абражко, 1983; и др.). В то же время они значительно ниже величин сосущей силы (50—70 атм и более), зарегистрированных у растений засушливых степных и пустынных регионов (Stocker, 1928; Библь, 1965; Бобровская, 1991; и др.).

Средние значения осмотического давления клеточного сока вай папоротников находятся в сравнительно небольшом интервале (9.3—13.5 атм). В сезонной и погодичной динамике наблюдаются значительные колебания осмотического давления, хотя коэффициент вариации этого показателя заметно ниже, чем у сосущей силы, и находится в пределах 12—25%. Максимальные величины осмотического давления превышают минимальные значения в 1.5—2.5 раза при общем диапазоне изменений от 6.8 до 19.4 атм. Наименьшие средние и абсолютные величины обнаружены у *Athyrium filix-femina*, соответственно максимальные — у *Pteridium aquilinum*. В целом же можно отметить, что у изученных папоротников наблюдаются близкие значения осмотического давления клеточного сока. Судя по одним и тем же видам, произрастающим в изученных фитоценозах, различия между типами сообществ в общем незначительны.

Величина осмотического давления у папоротников закономерно возрастает от весны к осени.

Даже в периоды высокой напряженности факторов фитоклимата величины осмотического давления клеточного сока у папоротников заметно превышают величины сосущей силы, что еще раз свидетельствует о достаточном уровне их влагообеспеченности в сообществах коренных еловых лесов.

Средние величины осмотического давления у папоротников близки к показателям, полученным нами для цветковых видов трав (9—17 атм), произрастающих в некоторых из этих сообществ (Абражко, 1983).

Сопоставление полученных данных с литературными сведениями (Pisek, Cartellieri, 1932; Келлер, 1951; Pisek, 1956; Библь, 1965; Лархер, 1978; Свешникова, 1979; Бобровская, 1991; и др.) показывает, что в осмотических спектрах изученные папоротники должны быть отнесены к эколого-ценотической группе, характеризующейся низкими величинами осмотического давления. Наиболее близки эти характеристики диапазону значений (6—16 атм) экологического типа видов, именуемых травами влажных лесов (Walter, 1960).

Изученные папоротники характеризуются сравнительно низкой водоудерживающей способностью. По этому признаку они существенно дифференцированы. Средние значения колеблются в диапазоне 13.5—28.4%. Более замедленным расходом воды отличаются *Dryopteris filix-mas* и *Polystichum braunii* (13.5—14.3%). Более низкой водоудерживающей способностью характеризуются мелкие папоротники: *Gymnocarpium dryopteris*, *Cystopteris sudetica* и *Thelypteris phegopteris*, у которых водоотдача за 3 ч в некоторых случаях превышала 30%. В противоположность первым 2 видам низкая водоудерживающая способность у последних сочетается с повышенной транспирацией. Наиболее низкой водоудерживающей способностью обладают молодые вайи в начале вегетационного периода. Более высокими и выровненными показателями характеризуется водоудерживающая способность папоротников, как правило, во второй половине вегетационного сезона.

Показательно, что сугубо таежные виды разнотравья (*Oxalis acetosella, Maianthemum bifolium, Trientalis europaea, Luzula pilosa* и др.) обладают более высокой водоудерживающей способностью, чем папоротники. Потеря воды при высыхании за 3 ч в эксикаторе с хлористым магнием у них составила в среднем 7—14%.

Следует указать, что некоторые папоротники чувствительны к избыточному увлажнению и недостаточной аэрации почв. В частности, в результате длительных периодических затоплений за последние годы (1980—1991 гг.) численность особей *Polystichum braunii* в сообществе ельника страусникового резко сократилась, а в понижениях нанорельефа он выпал полностью. В то же время отмирания *Matteuccia struthiopteris* и *Athyrium filix-femina* в этих микростациях не замечено. Они оказались устойчивыми к длительному затоплению.

Пересаженные с дерниной с повышений в понижения нанорельефа *Gymnocarpium dryopteris*, а также *Cystopteris sudetica* из ельника ильмово-пролесникового тоже элиминировали из состава сообществ ельника страусникового в том случае, когда они были приурочены к длительно затапливаемым понижениям.

В результате снижения аэрации почв заметно снижается интенсивность транспирации.

На фоне благоприятных гидротермических условий в еловых лесах таежной зоны иногда прослеживаются и засушливые периоды, когда запасы влаги корнеобитаемого слоя истощаются. Засушливые периоды сопровождаются обычно и высокой напряженностью факторов фитоклимата — повышенной солнечной радиацией, высокой температурой, низкой влажностью воздуха и пр. Такие стрессовые ситуации складывались, например, во вторую половину вегетации 1972 г., когда у многих видов трав наблюдались сублетальные и летальные характеристики водного режима (Абражко, 1983, 1988). Давление почвенной влаги в этот период в верхнем слое почвы опускалось ниже −12—15 атм. Положение усугублялось и тем, что сильно обострялась конкуренция со стороны деревьев ели, о чем свидетельствует резкое повышение сосущей силы их корневых окончаний (до 22—27 атм). Наиболее сильное пересыха-

ТАБЛИЦА 2

Максимальные значения показателей водного режима папоротников в засушливые периоды

Тип сообщества	Вид	Водный дефицит, %	Сосущая сила, атм	Осмотическое давление клеточного сока, атм
Ельник чернично-кисличный	*Dryopteris dilatata*	21.4	15.7	17.4
	Gymnocarpium dryopteris	41.3	24.7	23.4
	Thelypteris phegopteris	44.7	21.1	20.8
Ельник липняково-ясменниковый	*Dryopteris dilatata*	16.3	13.8	16.8
	Gymnocarpium dryopteris	28.6	17.5	18.6
	Athyrium filix-femina	15.0	12.8	16.2
Ельник страусниковый	*Dryopteris dilatata*	18.5	15.0	17.4
	Gymnocarpium dryopteris	36.2	19.6	20.6
	Thelypteris phegopteris	30.7	17.3	17.8
	Athyrium filix-femina	15.9	14.2	16.4

ние подстилки до критически низких величин (30—35%) и повышение сосущей силы корней деревьев наблюдались в ельнике чернично-кисличном. Как показывают непосредственные наблюдения за влажностью почвы, более благоприятные условия влагообеспеченности складывались в ельниках травяно-папоротниковом и страусниковом. Однако запасы доступной влаги в верхнем слое повышений нанорельефа фактически истощались в сообществах всех типов. Нарушение водоснабжения у папоротников сопровождалось увеличением водного дефицита, сосущей силы и осмотического давления клеточного сока (табл. 2). Однако реакции на водный стресс и корневую конкуренцию деревьев за влагу у разных видов имели свои особенности и в различных сообществах проявлялись неодинаково. К сожалению, нам не удалось выполнить полный цикл одновременных наблюдений в засуху у всех папоротников и получить показатели в самый напряженный период водного стресса. Поэтому представленные данные (табл. 2) иллюстрируют в основном лишь общую тенденцию реакций папоротников на засуху.

Наиболее сильное нарушение водного баланса наблюдалось у *Gymnocarpium dryopteris* и *Thelypteris phegopteris*, имеющих слабые поверхностные корневые системы. Этим и объясняется их повышенная чувствительность к засухе. У этих же видов зарегистрированы самые высокие значения водного дефицита (30—40% и выше), сосущей силы и осмотического давления. Эти величины определены у растений, приуроченных к повышениям нанорельефа, где отмечалось массовое повреждение и отмирание вай. Важно, что видимого повреждения и отмирания подземных органов, в частности почек возобновления, у растений с усохшими надземными органами не наблюдалось. Такая своеобразная реакция на засуху присуща и корнеподстилочным видам таежного мелкотравья (Абражко, 1983,1988). Очевидно, что в этом механизме проявляется одна из важнейших адаптивных норм реакций этой группы растений, позволяющая им избегать критических последствий острого водного стресса и удерживать свои ценотические позиции в условиях повышенной корневой конкуренции с деревьями в экосистемах еловых лесов.

Pteridium aquilinum, Dryopteris dilatata, D. carthusiana, D. filix-mas, Athyrium filix-femina и *Matteuccia struthiopteris*, имеющие глубокую и хорошо развитую корневую систему, лучше регулируют свой водный баланс в засуху за счет использования доступной влаги нижележащих горизонтов почвы. Об этом свидетельствуют и более низкие у них характеристики водного режима. Отмирания надземных органов в засуху у этих видов в основном не наблюдалось, хотя отмечалось частичное повреждение вай, происходило сокращение периода вегетации.

Заключение

Таким образом, водный режим папоротников в коренных сообществах еловых лесов в целом складывается благополучно. В физико-географических условиях южной подзоны тайги этому способствует высокое атмосферное и почвенное увлажнение экотопов. Водный режим папоротников регулируется сложной системой факторов, главнейшим из которых является средообразующее влияние эдифицирующих синузий древостоев на фитоклимат и ресурсы почвенной влаги. Эффекты этого влияния проявляются у папоротников в существенном снижении интенсивности водообмена и напряженности их водного баланса. Хотя средние показатели водного режима у них имеют низкие значения, в сезонной и погодичной динамике они изменяются в относительно широком диапазоне. Это отражает как сезонное развитие растений, так и флуктуации погодных условий и в меньшей степени — почвенного увлажнения. В периоды достаточной влагообеспеченности различия между видами папоротников в характеристиках водного режима, за некоторым исключением, в целом невелики.

Существенных различий во влагообеспеченные периоды между сообществами разных типов также не выявлено, в чем проявляется нивелирующее влияние однородных древостоев ели на водообмен растений нижнего яруса. Лишь в засушливые периоды условия влагообеспеченности папоротников в ельнике чернично-кисличном складывались хуже, чем в сообществах других типов, особенно по сравнению с ельниками травяно-папоротниковым и страусниковым.

Изученные папоротники хорошо дифференцированы по отношению к критическим условиям избыточного увлажнения и дефицита почвенной влаги. Наиболее чувствительными к продолжительному затоплению почвы оказались ксероморфный *Polystichum braunii*, а также мелкие папоротники: *Gymnocarpium dryopteris* и *Cystopteris sudetica*; наиболее устойчивыми к недостаточной аэрации почв — *Matteuccia struthiopteris* и *Athyrium filix-femina*.

Самые сильные нарушения водного баланса в засуху отмечались у *Gymnocarpium dryopteris* и *Thelypteris phegopteris*, обладающих слабо развитой поверхностной корневой системой. Виды, имеющие глубокую, хорошо развитую корневую систему (*Pteridium aquilinum, Athyrium filix-femina*, виды рода *Dryopteris*), гораздо легче переносят засуху за счет использования доступной влаги нижележащих горизонтов почвы.

Реакция папоротников на условия фитосреды и режимы увлажнения в коренных еловых лесах аналогична реакции многих цветковых травянистых растений, произрастающих в этих же сообществах и характеризующихся как виды гигромезофитной экологии.

Из анализа полученных данных в сравнении с литературными сведениями следует, что по показателям водного режима и условиям местопроизрастания изученные папоротники следует отнести к экологическому типу видов, именуемых травами влажных лесов умеренной зоны. По способности регулировать свою гидратуру в понимании G. Walter (1960) изученные папоротники следует классифицировать как стеногидридные растения гидростабильного типа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абражко В.И. Особенности водного режима кустарничков и трав // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. С. 256—264. — *Абражко В.И.* Водный стресс в сообществах еловых лесов центральной части Русской равнины // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 4. С. 563—573. — *Алексеев В.А.* Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 227 с. — *Алексеенко Л.Н.* Водный режим луговых растений в связи с условиями среды. Л.: Изд-во ЛГУ, 1976. 198 с. — *Бейдеман И.Н.* Справочник по расходу воды растениями в природных зонах СССР. Новосибирск: Наука, 1983. 257 с. — *Белая Г.А.* Экология доминантов камчатского крупнотравья (водный режим). М.: Наука, 1978. 124 с. — *Библь Р.* Цитологические основы экологии растений. М.: Мир, 1965. 463 с. — *Бобровская*

Н.И. Водный режим растений степей и пустынь Монголии. Л.: Наука, 1991. 155 с. — *Горышина Т.К.* Экология растений. М.: Высшая школа, 1979. 368 с. — *Гусев Н.А.* Некоторые методы исследования водного режима растений. Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 61 с. — *Иванов Л.А., Силина А.А., Цельникер Ю.Л.* О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 2. С. 171—185. — *Келлер Б.А.* Избранные сочинения. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 496 с. — *Лархер В.* Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с. — *Максимов Н.А., Петинов Н.С.* Определение сосущей силы листьев методом компенсации с помощью рефрактометра // ДАН СССР. 1948. Т. 62. № 4. С. 537—540. — *Миняев Н.А., Конечная Г.Ю.* Флора Центрально-лесного государственного заповедника. Л.: Наука, 1976. 104 с. — *Нахуцришвили Г.Ш.* Экология высокогорных травянистых растений и фитоценозов Центрального Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1971. 199 с. — *Невский Л.М.* О транспирации растений смешанного леса // Экология и физиология растений. Калинин: Изд-во КГУ, 1975. Вып. 2. С. 70—72. — *Рысин Л.П.* Ассоциация «Ельник кисличнощитовниковый» // Сообщ. Лабор. лесоведения АН СССР. 1961. Вып. 5. С. 90—97. — *Свешникова В.М.* Доминанты казахских степей (эколого-физиологическая характеристика). Л.: Наука, 1979. 192 с. — *Смирнова И.А.* Водный режим доминантов травяно-кустарничкового яруса еловых сообществ южной тайги // Механизмы взаимодействий растений в биогеоценозах тайги. Л.: Наука, 1969. С. 84—95. — *Смирнова И.А.* О реальном и сублетальном водном дефиците некоторых растений нижних ярусов сообществ южной тайги // Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1970. С. 83—92. — Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги / Под ред. В.Г. Карпова. Л.: Наука, 1973. 311 с. — *Факторы* регуляции экосистем еловых лесов / Под ред. В.Г. Карпова. Л.: Наука, 1983. 318 с. — *Шапошников Е.С.* Ассоциации еловых лесов Центрально-лесного государственного заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 21 с. — *Шахова О.В.* Зависимость суммарного испарения травяно-моховым покровом от метеорологических условий // Лесоведение. 1969. № 3. С. 47—57. — *Pisek A.* Der Wasserhaushalt der Meso- und Hygrophyten // Handb. Pflanzenphysiol. Bd III. Pflanzen und Wasser. Berlin; Göttingen; Heidelberg, 1956. S. 825—853. — *Pisek A., Cartellieri E.* Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen. II. Schattenpflanzen // Jahrb. Wiss. Bot. 1932. Bd 75. H. 5. S. 543—678. — *Stocker O.* Der Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten und Salzpflanzen // Bot. Abhandl. 1928. Bd 13. S. 1—200. — *Stocker O.* Das Wasserdefizit von Gefässpflanzen in verschiedenen Klimazonen // Planta. 1929. Bd 7. S. 382—387. — *Walter H.* Einführung in die Phytologie. Bd III. Grundlangen der Pflanzenverbreitung Teil. 1. Standortslehre. 2. Umbearbeitete Auflage. Ulmer; Stuttgart, 1960. 566 S.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 V 1992

SUMMARY

Water relation of ten fern species has been investigated. They are usually favourable in the climax spruce forest communities. Water relations are regulated by the complex system of factors among them the environment-generating impact of the edaphic spruce woodstands on phytoclimate and soil water resources. The ferns are characterized by the low intensity of water-exchange. The indices of their water relations change considerably according to the seasonal and weather dynamics. The species investigated are clearly differentiated by their response to the moistening excess and the soil water deficit.

СООБЩЕНИЯ

УДК 561.38:551.761.1

Т. Марцинкевич, Е.В. Железкова

СРАВНЕНИЕ ДИСПЕРСНЫХ МЕГАСПОР *TRILEITES POLONICUS* С МЕГАСПОРАМИ *PLEUROMEIA ROSSICA (LYCOPSIDA, PLEUROMEIACEAE)* ИЗ НИЖНЕГО ТРИАСА

T. MARCINKIEWICZ, E.V. ZHELEZKOVA. A COMPARISON BETWEEN DISPERSE MEGASPORES OF *TRILEITES POLONICUS* AND MEGASPORES OF *PLEUROMEIA ROSSICA (LYCOPSIDA, PLEUROMEIACEAE)* FROM THE LOW TRIASSIC

При исследовании в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) установлено идентичное строение оболочки дисперсных мегаспор *Trileites polonicus* из нижнего триаса Польши и мегаспор *Pleuromeia rossica* из нижнего триаса России. Высказано мнение о том, что мегаспоры *Trileites polonicus* принадлежат *Pleuromeia rossica.*

При исследованиях эпиконтинентальных отложений нижнего триаса Польши обнаружено распространение разнообразных мегаспор, как правило, хорошей сохранности (Fuglewicz, 1973, 1979, 1980, 1986; Marcinkiewicz, 1976). Из-за отсутствия данных о родстве исследованных дисперсных мегаспор с определенными мегаспорами материнских растений трудно реконструировать раннетриасовую растительность. Единственное, что можно было предположить на основании данных находок, это их принадлежность к каким-то гетероспоровым плауновидным.

Среди плауновидных раннего триаса заслуживает внимания гетероспоровый род *Pleuromeia*, выделенный в сем. *Pleuromeiaceae* и порядок *Pleuromeiales*. Наиболее распространенным является *P. sternbergii* (Münster) Corda (Mägdefrau, 1931; Нейбург, 1960; Сребродольская, 1966; Добрускина, 1974; Krassilov, Zakharov, 1975; Снигиревская, Сребродольская, 1986; Снигиревская, 1989). С этим растением, по предположению H. Kozur (1972), следует связывать мегаспоры *Trileites* sp. (отнесенные ныне к *Talchirella daciae* Antonescu et Taug.-Lantz), которые часто наблюдаются в верхах среднего пестрого песчаника (Hardegsen Folge) в Германии (Kozur, Seidel, 1983) и в Польше (Marcinkiewicz, 1976), а также в верфенском ярусе Румынии (Antonescu, Taugourdeau-Lantz, 1973).

Остатки другого хорошо изученного вида *Pleuromeia rossica* Neub. были найдены совместно с фауной позвоночных — Benthosuchus suschkinii Efr. и др. — в отложениях ветлужского яруса нижнего триаса на территории России (Нейбург, 1960). Вполне вероятно, что именно с *P. rossica* следует связывать мегаспоры нижнего триаса Польши, описываемые в качестве *Trileites polonicus* Fugl. в искусственной системе «Sporae dispersae» (Fuglewicz, 1973; Marcinkiewicz, 1976).

Фотографии, помещенные в предлагаемой работе, выполнены Т. Марцинкевич для *T. polonicus* в световом микроскопе (в отраженном и проходящем свете) в Геологическом институте в Варшаве и Е.В. Железковой — для *P. rossica* в световом микроскопе и для обоих видов в СЭМ в кабинете сканирующей электронной микроскопии в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук в Санкт-Петербурге.

Ультраструктура поверхности мегаспор *Trileites polonicus* по общей структуре очень близка к структуре мегаспор, извлеченных из стробила *Pleuromeia rossica* (Нейбург, 1960; Железкова, 1985). Таким образом, можно предположить, что мегаспоры *Trileites polonicus*, в массовом количестве распространенные в нижнем интервале среднего пестрого песчаника в Польше, относятся к *Pleuromeia rossica*.

Вероятность родства *Trileites polonicus* с *Pleuromeia rossica* усиливается тем, что в микроспорангиях *Pleuromeia* обнаружены микроспоры, отнесенные О.П. Ярошенко (1975, 1985) к *Densoisporites nejburgiae* (E. Schulz) Balme, известному по дисперсным микроспорам в нижнем триасе Польши, Румынии, Германии, Англии, Пакистана, Западной Канады и других стран, как это следует из работы T. Orlowska-Zwolińska (1979), а также в России (Ярошенко, 1975, 1985).

Можно предположить, что *Trileites polonicus* в Польше встречается вместе с микроспорами *Densoisporites nejburgiae* (субзона P II) в интервале среднего пестрого песчаника. По мнению Orlowska-Zwolińska (1984), споровые комплексы этой субзоны можно сопоставить с комплексами зоны Columbites оленекского яруса на южном Мангышлаке.

Полученные данные позволяют предполагать, что *Pleuromeia rossica* произрастал на обширном пространстве низменной части Польши во время осадконакопления среднего пестрого песчаника, являющегося, по современным взглядам, возрастным эквивалентом оленекского яруса. Подобно многим другим плауновидным у растений *Pleuromeia* наблюдалось опадение зрелых спорангиев вместе со спорофиллами и их распространение водой. По-видимому, губчатая, перфорированно-бугорчатая структура экзины мегаспор способствовала их транспортированию.

Мегаспоры *P. rossica* известны из отложений рыбинской свиты ветлужского яруса нижнего триаса России. Они варьируют по величине от 290 до 400 мкм в диам., обычно сплюснуты с полюсов, в плане имеют округлое очертание. Тетрадный трехлучевой рубец с достаточно хорошо выраженной границей ареи (табл. I, *6—8*). Лучи рубца длинные, достигающие ареи, значительно приподнятые над поверхностью мегаспоры, особенно в местах их схождения (табл. II, *1*). Ультрамикроскопическая структура поверхности оболочки мегаспор *P. rossica* в СЭМ (табл. III, *1*) оказалась не гладкой, как видно под световым микроскопом (Нейбург, 1960), а четко орнаментированной (Железкова, 1985) и очень сходной с поверхностной структурой экзины микроспор этого вида (Ярошенко, 1975). Ее можно назвать перфорированно-бугорчатой, так как она состоит из переплетения коротких, но широких в плане, часто анастомозирующих волокон, образующих на поверхности бугорки и петлевидные структуры различных форм и ширины, с многочисленными отверстиями в их середине, ведущими внутрь губчатого слоя спородермы. В основных чертах характер поверхности дистальной и проксимальной сторон одинаков, хотя имеются незначительные различия в размерах и форме структурных элементов скульптуры в области ареи.

Мегаспоры *Trileites polonicus* известны из отложений среднего пестрого песчаника Польши и Германии (Fuglewicz, 1973, pl. 20, fig. 3, 5, 6; 1979, pl. 1, fig. 6, 7; 1980, pl. 3, fig. 1; 1986, pl. 84, fig. 1—3; Marcinkiewicz, 1976, pl. 29, fig. 1—5). Они варьируют по величине от 240 до 450 мкм в диам., имеют округлое очертание и хорошо выраженную арею (табл. I, *1—5*). Лучи тетрадного рубца прямые, 10 мкм шир., составляют 0.8—0.9 длины радиуса споры, приподняты на 15—45 мкм (табл. II, *4*). Оболочка около 10—12 мкм толщ. При небольшом увеличении поверхность экзины кажется гладкой (табл. I, *1—5*). На фотографиях СЭМ проявляется сложная губчатая структура экзины, идентичная структуре у *Pleuromeia rossica* (табл. III, *1, 2*). Поверхностная структура образована нерегулярными, бугорчатыми и волнистыми утолщениями с отверстиями, ведущими внутрь спородермы. По характеру поверхностей орнаментации оба вида неразличимы.

Описанные из нижнего триаса Польши мегаспоры *Trileites polonicus* характеризуются чертами, типичными для мегаспор, извлеченных из мегаспорангия *Pleuromeia rossica*. Это позволяет предположить, что дисперсные мегаспоры принадлежали

Pleuromeia. Однако мы оставляем за ними прежнее название искусственной системы классификации *Trileites polonicus* из-за опасения, что мегаспоры со сходной структурой поверхности могли быть и у других гетероспоровых растений раннего триаса. Ведь в ультрамикроскопическом изучении ископаемых мегаспор нижнего триаса сделаны лишь первые шаги.

Авторы считают своим приятным долгом поблагодарить Н.С. Снигиревскую за содействие в осуществлении совместного исследования мегаспор раннетриасовых плауновидных с применением СЭМ и за участие в обсуждении материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Добрускина И.А. Триасовые лепидофиты // Палеонтол. журн. 1974. № 3. С. 111—124. — *Железкова Е.В.* Строение оболочки мегаспор *Pleuromeia rossica (Lycopodiophyta)* из нижнего триаса Ярославской области // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 4. С. 472—475. — *Нейбург М.Ф. Pleuromeia* Corda из нижнетриасовых отложений Русской платформы // Тр. Геол. ин-та АН СССР. 1960. Вып. 43. С. 65—89. — *Снигиревская Н.С.* Еще раз о статусе рода *Pleuromeia* Corda // Вопр. палеофлористики и стратиграфии. Л.: Наука, 1989. С. 74—88. — *Снигиревская Н.С., Сребродольская И.Н.* Первая находка окаменелых стеблей *Pleuromeia (Lycopodiophyta)* с сохранившимся анатомическим строением // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 4. С. 411—415. — *Сребродольская И.Н.* Новые данные о распространении и времени существования *Pleuromeia* на территории СССР // ДАН СССР. 1966. Т. 171. № 3. С. 702—705. — *Ярошенко О.П.* Морфология спор *Pleuromeia rossica* и *Densoisporites nejburgii* // Палеонтол. журн. 1975. № 3. С. 101—106. — *Ярошенко О.П.* Каватные споры нижнего триаса и их связь с плауновидными растениями // Палеонтол. журн. 1985. № 1. С. 113—119. — *Antonescu E., Taugourdeau-Lantz J.* Considerations sur des mégaspores et microspores du Trias inférieur et moyen de Roumanie // Palaeontographica B. 1973. Vol. 144. N 1-2. P. 1—10. — *Fuglewicz R.* Megaspores of Polish Buntsandstein and their stratigraphical significance // Acta Palaeontol. Polonica. 1973. Vol. 18. N 4. P. 401—453. — *Fuglewicz R.* Megaspores found in the Earliest Triassic deposits of the Tatra Mountains // Rocznik Polonica. Tow. Geol. 1979. Vol. 49. N 2-4. P. 271—275. — *Fuglewicz R.* Stratigraphy and palaeogeography of Lower Triassic in Poland on the bases of megaspores // Acta Geol. Polonica. 1980. Vol. 30. N 4. P. 417—470. — *Fuglewicz R.* Megaspores (Buntsandstein) Atlas of guide and characteristic fossils // Geology of Poland. 1986. Vol. 3. Pt 2a. P. 155—176. — *Kozur H.* Die Bedeutung der Megasporen und Characeen-Oogonien für stratigraphische und ökologisch-facielle Untersuchungen in der Trias // Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud. 1972. Bd 21. S. 437—454. — *Kozur H., Seidel G.* Die Biostratigraphie des unteren und mittleren Buntsandstein des Germanischen Beckens unter besonderer Berücksichtigung der Conchostracen. Teil. II zur Revision der Conchostracen-Faunen des unteren und mittleren Buntsandsteins. Zeitschr. Geol. Wissensch. 1983. H. 4. S. 429—464. — *Krassilov V.A., Zakharov Yu.D. Pleuromeia* from the Lower Triassic of the Far East of the USSR // Rev. Palaeobot. Palynol. 1975. Vol. 19. N 3. P. 221—232. — *Mägdefrau K.* Zur Morphologie und phylogenetischen Bedeutung der fossilen Pflanzengattung *Pleuromeia* // Beih. Bot. Centrallbl. 1931. Bd 48. S. 119—140. — *Marcinkiewicz T.* Distribution of megaspore assemblages in Middle Buntsandstein of Poland // Acta Palaeontol. Polonica. 1976. Vol. 21. N 2. P. 191—200. — *Orlowska-Zwolińska T.* Miospory. Atlas skamienialości przewodnich i charakterystycznych // Budowa geologiczna Polski. 1979. Vol. 3. Cześć 2a. P. 166—201. — *Orlowska-Zwolińska T.* Palynostratigraphy of Buntsandstein in sections of West Poland // Acta Paleontol. Polonica. 1984. Vol. 29. N 3, 4. P. 161—194.

Геологический институт
Польша, Варшава
Ботанический институт им. В.Л.
Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 VII 1992

УДК 581.162.3:582.47 © Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 12

И.А. Ругузов, Л.У. Склонная, А.А. Чеботарь

ОБ ОПЫЛИТЕЛЬНОЙ КАПЛЕ У ХВОЙНЫХ

I.A. RUGUZOV, L.U. SKLONNAYA, A.A. CHEBOTARU. ON THE POLLINATION DROP IN CONIFERS

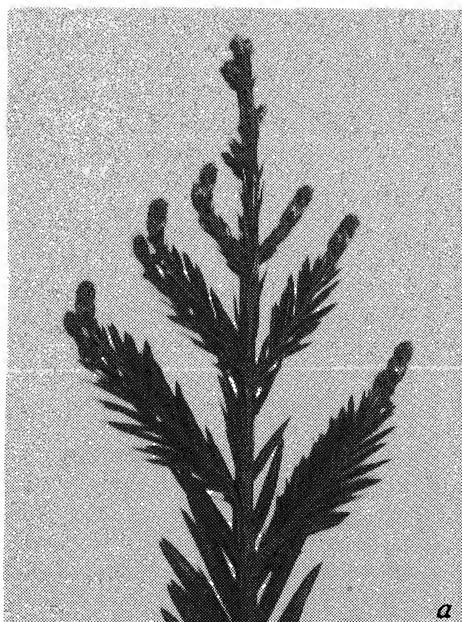
Изучен механизм опыления у 4 видов из сем. *Taxodiaceae*, 4 видов из сем. *Cupressaceae*, у 1 вида из сем. *Cephalotaxaceae* и 2 видов из сем. *Taxaceae*. У всех изученных видов контакт пыльцевых зерен с нуцеллусом семяпочки осуществляется с помощью опылительной капли. Последняя формируется у каждого вида только при определенных гидротермических условиях. Способность семяпочек к восприятию пыльцевых зерен сохраняется 5—14 суток в зависимости от вида. Функции опылительной капли в филогенезе меняются.

Механизмы опыления у голосеменных растений интересовали исследователей с давних пор, и этому вопросу посвящено большое число работ, которые время от времени обобщались в монографических сводках (Doyle, 1945; Dogra, 1964; Konar, Oberoi, 1969; Singh, 1978). Не ослабевает внимание к этой теме и в наши дни (Owens, 1989). Это можно объяснить тем, что многие аспекты этого столь обширного вопроса можно решить, используя современные методы исследований. Кроме того, вследствие все возрастающей антропогенной нагрузки на растительный мир, что ведет к непрерывному сокращению ареалов многих видов, возникла необходимость введения многих растений в культуру, организации их семеноводства с целью получения нужного количества жизнеспособных семян. Для этого необходимо знание особенностей биологии каждого конкретного вида, в том числе и полового процесса. Формированию полноценных семян у охраняемых и интродуцированных голосеменных растений в Государственном Никитском ботаническом саду (ГНБС) всегда уделялось большое внимание как одному из показателей успешной интродукции и реинтродукции видов. В связи с этим особое значение имеет изучение репродуктивной сферы, в частности антэкологии. Механизм контакта пыльцевых зерен с нуцеллусом семяпочек у сосновых нами обсуждался в предыдущих публикациях (Ругузов, 1975; Ругузов и др., 1982; Ругузов и др., 1985; Ругузов, Склонная, 1988). В настоящей статье мы остановимся на механизмах опыления у некоторых видов таксодиевых, кипарисовых, головчатотиссовых и тиссовых.

Материал и методика

Объектами исследований послужили секвойя вечнозеленая *Sequoia sempervirens* Endl., секвойядендрон гигантский *Sequoiadendron giganteum* Lindl., таксодий обыкновенный *Taxodium distichum* Rich. и криптомерия японская *Cryptomeria japonica* Don. из сем. *Taxodiaceae*; либоцедрус калифорнийский *Libocedrus decurrens* Torr., можжевельник высокий *Juniperus excelsa* Bieb., можжевельник вонючий *J. foetidissima* Willd. и можжевельник красный *J. oxycedrus* L. из сем. *Cupressaceae*; цефалотаксус японский *Cephalotaxus drupacea* Sieb. et Zucc. из сем. *Cephalotaxaceae*; тисс ягодный *Taxus baccata* L., торейя большая *Torreya grandis* Fort. из сем. *Taxaceae*.

Фенологические наблюдения и сбор мужских и женских шишек проводили каждые 2 дня, начиная за 2 недели до опыления, во время опыления и заканчивали спустя 10 дней после опыления. Изучали строение мужских и женских шишек, семяпочек и пыльцевых зерен. Материал фиксировали по Карнуа и фиксатором FAA. Постоянные препараты готовили по общепринятой в цитоэмбриологии методике, а препараты-мазки — по методике, принятой в ГНБС (Кузнецов, Ругузов, 1976). Окраску препаратов проводили метиловым зеленым-пиронином по Унна с подкраской алциановым синим (Шевченко и др., 1986). Анализ препаратов проводили на микроскопе НФПК фирмы Цейс. Фотоснимки сделаны с помощью стереоскопической микрофо-



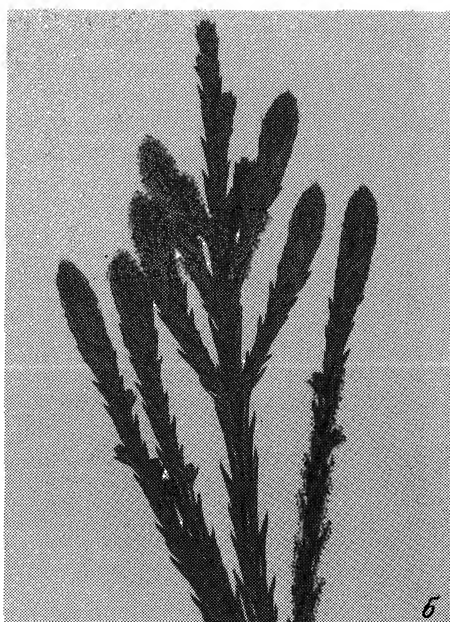


Рис. 1. Побег с женскими шишками перед опылением.
а — *Sequoia sempervirens*, *б* — *Sequoiadendron giganteum*.



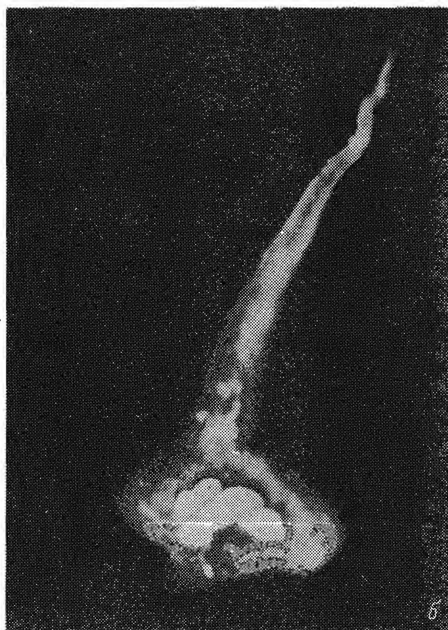


Рис. 2. Семенная чешуя с семяпочками в период опыления.
а — *Sequoia sempervirens*, *б* — *Sequoiadendron giganteum*.

тонасадки МФН-5. В период опыления измеряли температуру срочным термометром и термографом, а влажность воздуха — гигрометром.

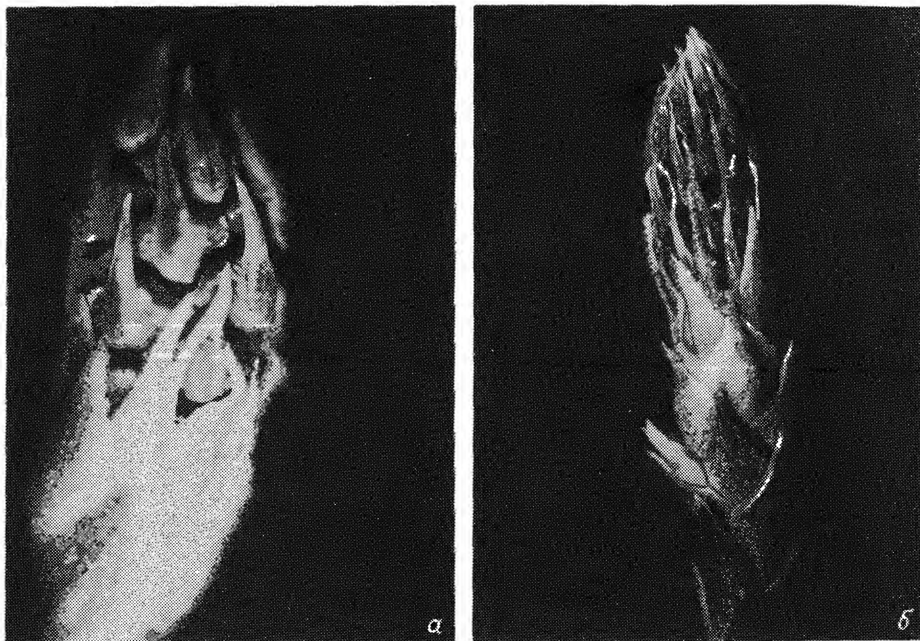


Рис. 3. Женская шишка в период опыления.
а — *Sequoia sempervirens*, *б* — *Sequoiadendron giganteum*.

Результаты исследований

В арборетуме ГНБС *Sequoia sempervirens* и *Sequoiadendron giganteum* представлены однодомными деревьями. Мужские и женские шишки расположены на разных ветках на концах побегов (рис. 1, *а, б*). Мужская шишка у обоих видов состоит из 20—22 микроспорофиллов. Последний несет 3—4 микроспорангия. Двуклеточные пыльцевые зерна без воздушных мешков, разносятся ветром. Женские шишки у обоих видов небольшие, с черепитчатым расположением чешуй. У *Sequoia sempervirens* шишка состоит из 21 чешуи, каждая из которых несет 3—5 семяпочек (рис. 2, *а*). Число семяпочек в шишке колеблется от 60 до 100. У *Sequoiadendron giganteum* в шишке 33 чешуи, у основания каждой чешуи расположены 3—6 семяпочек (рис. 2, *б*),в шишке их число варьирует от 150 до 165. Ко времени опыления чешуи отходят друг от друга (рис. 3, *а, б*), формируя воронки. Нижний край воронки достигает оси шишки, где находится микропиле. В это время семяпочка хорошо развита. Нуцеллус дифференцирован на базальную и апикальную зоны. Последняя состоит из больших тонкостенных клеток с плотной цитоплазмой и крупным, хорошо окрашенным ядром. Клетки разделены большими межклеточными пространствами. Интегумент срастается с нуцеллусом только в халазальной части и образует короткий микропилярный канал. У *Sequoia sempervirens* при температуре воздуха выше 7°С и его относительной влажности не менее 85% апикальные клетки нуцеллуса вырабатывают секрет, который заполняет микропилярный канал и образует маленькую опылительную каплю на его верхушке. У *Sequoiadendron giganteum* опылительная капля формируется при температуре воздуха не ниже 8.6°С и его относительной влажности более 82%. При обдувании женских шишек потоком воздуха внутри шишки создается низкое давление и пыльцевые зерна втягиваются внутрь, попадают на опылительную каплю, освобождаются от экзины и транспортируются к нуцеллусу (рис. 4, *а*). Как правило, на нуцеллус попадают двуклеточные пыльцевые зерна, освободившиеся от экзины. При оптимальных температуре и влажности воздуха

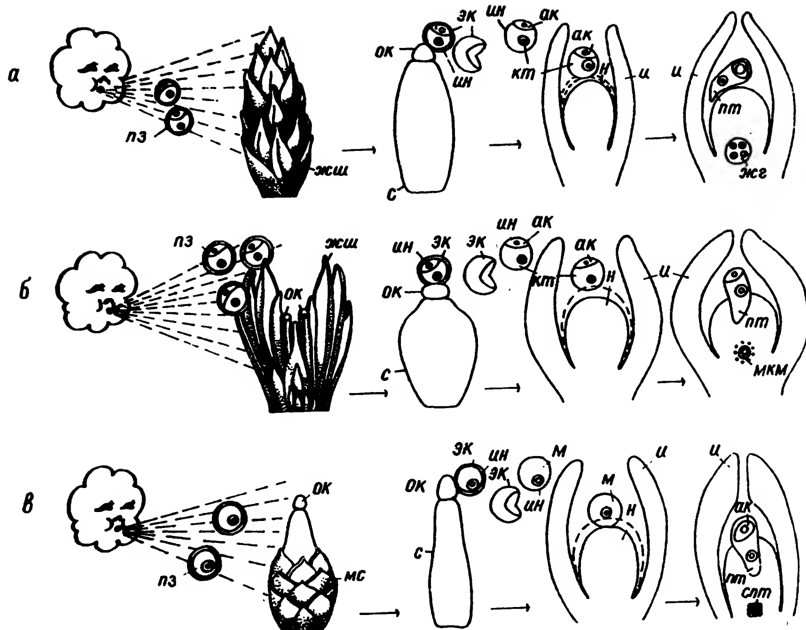


Рис. 4. Контакт пыльцевых зерен с нуцеллусом семяпочки.

а — *Sequoia sempervirens*, *б* — *Libocedrus decurens*, *в* — *Taxus baccata*. *ак* — антеридиальная клетка, *жг* — женский гаметофит, *жш* — женская шишка, *и* — интегумент, *ин* — интина, *к* — клетка трубки, *м* — микроспора, *мкм* — материнская клетка мегаспор, *мс* — мегастробил, *н* — нуцеллус, *ок* — опылительная капля, *пз* — пыльцевое зерно, *пт* — пыльцевая трубка, *с* — семяпочка, *спт* — спорогенная ткань, *эк* — экзина.

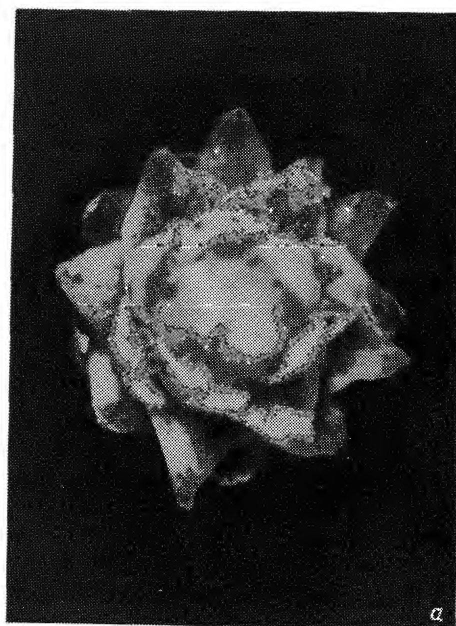




Рис. 5. Женская шишка *Taxodium distichum* в период опыления.

а — вид сверху, *б* — вид сбоку.





Рис. 6. Женская шишка *Libocedrus decurens* в период опыления.
а — вид сверху, *б* — вид сбоку.

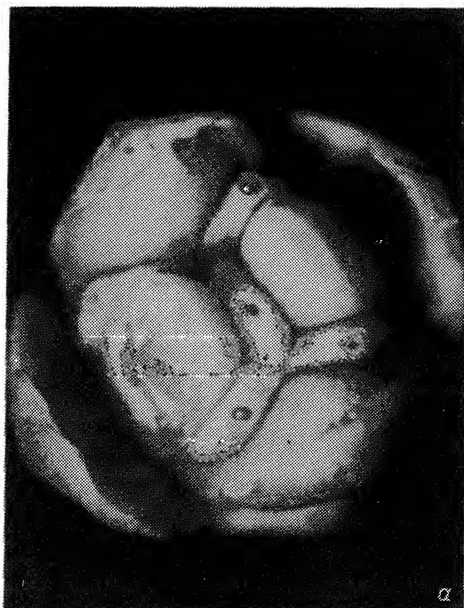




Рис. 7. Женская шишка перед опылением.
а — *Juniperus excelsa*, *б* — *J.foetidissima*.

опылительная капля видна на микропиле у обоих видов в течение 5—6 дней в самые теплые дневные часы. Через 2 недели после опыления чешуи смыкаются, микропиле закрывается.

Taxodium distichum и *Cryptomeria japonica* в арборетуме ГНБС представлены однодомными особями. Микростробилы формируют гроздевидные скопления. Разви-

тие пыльцевых зерен идет акропетально. В одну дату фиксации в пределах одного образования можно наблюдать все стадии развития — от мейоцитов до зрелого пыльцевого зерна. Двуклеточные пыльцевые зерна без воздушных мешков, разносятся ветром. Женская шишка *Taxodium distichum* состоит из 16—18 комплексов (кроющая и семенная чешуи с семяпочками). У основания семенной чешуи формируются 2 семяпочки, в шишке их 32—38. У *Cryptomeria japonica* шишку формируют 36—44 комплекса, но в половине из них недоразвита семенная чешуя, которая не несет семяпочек. Как правило, только у основания 19—20 семенных чешуй развивается от 3 до 5 семяпочек, их число в шишке варьирует от 54 до 100. Ко времени опыления у обоих видов семяпочки значительно увеличиваются, чешуи отходят друг от друга, апикальная часть семенной чешуи отгибается от оси шишки, и микропиле хорошо видны. Женские шишки обоих видов во время опыления напоминают раскрытый цветок (рис. 5, *а, б*). У *Taxodium distichum* при температуре воздуха выше 12.4° С и относительной влажности не менее 60% апикальные клетки нуцеллуса вырабатывают секрет, который формирует опылительную каплю. У *Cryptomeria japonica* опылительная капля образуется соответственно при 11° С и 77%. При обдувании шишки потоком воздуха пыльцевые зерна попадают в воронки, образованные чешуями. На внутренней поверхности последних конденсируется атмосферная влага в виде небольших капель, которые быстро скатываются к микропиле благодаря определенному устройству поверхности чешуй (Owens et al., 1980). Пыльцевые зерна вместе с капельками влаги переносятся к микропиле и попадают на опылительную каплю, освобождаются от экзины и опускаются на нуцеллус. Необходимо отметить, что у обоих видов семяпочки во время опыления расположены в воронках, сформированных чешуями, возвышающимися над семяпочками (рис. 5, *а, б*). В воронках создается свой микроклимат, где температура и влажность несколько выше, чем в окружающей среде. При оптимальных гидротермических условиях у *Taxodium distichum* опылительная капля видна на микропиле в течение 12—15, а у *Cryptomeria japonica* — в течение 6—7 дней.

В арборетуме ГНБС произрастают однодомные деревья *Libocedrus decurrens*. Мужские и женские шишки развиваются на одном побеге. Женские шишки расположены в верхней части побега, мужские — в нижней. Мужская шишка состоит из 12—14 микроспорофиллов. Последний несет 3—4 микроспорангия. Двуклеточные пыльцевые зерна без воздушных мешков, разносятся ветром. Женскую шишку формируют 7 пар чешуй, расположенных на общей оси. В центре шишки расположена пара недоразвитых чешуй. Чешуи следующей пары несут по 2 семяпочки (фертильные комплексы), 3-я, 4-я, 5-я, 6-я и 7-я пары чешуй без семяпочек (стерильные). Фертильные чешуи значительно мельче стерильных, они формируют довольно глубокую чашу, на дне которой находятся семяпочки (рис. 6, *а, б*). При обдувании шишки потоком воздуха, несущим пыльцу, пыльцевые зерна попадают в эту чашу и с атмосферной влагой скатываются к микропиле, садятся на опылительную каплю, освобождаются от экзины и транспортируются к нуцеллусу (рис. 4, *б*). Опылительная капля у этого вида образуется при температуре воздуха выше 7.2° С и его относительной влажности более 65%, видна на микропиле в течение 5—6 дней в теплые дневные часы.

Juniperus foetidissima и *J. oxycedrus* в Крыму представлены двудомными, а *J. excelsa* — однодомными особями. У *J. excelsa* и *J. foetidissima* мужские и женские шишки расположены на концах побегов, у *J. oxycedrus* — в пазухах листьев. У всех видов микростробил состоит из 12 микроспорофиллов. У первых 2 видов каждый микроспорофилл несет 3—4, у *J. oxycedrus* — 4—7 микроспорангиев. Пыльцевые зерна у всех видов одноклеточные, без воздушных мешков, разносятся ветром. Женская шишка *J. oxycedrus* сформирована 3 чешуями. У основания каждой чешуи развиваются 1—2 семяпочки, в шишке их 3—4. Ко времени опыления семяпочки значительно увеличиваются, но интегумент, формирующий микропиле, не возвышается над чешуями. Последние образуют небольшое чашевидное углубление, на дне которого





Рис. 8. Женская шишка во время опыления.
а — *Juniperus excelsa*, *б* — *J.foetidissima*.

расположены семяпочки. Микропилярный канал у этого вида напоминает большую воронку. Пыльцевые зерна попадают в чашевидное углубление на внутреннюю поверхность чешуй, затем с капельками атмосферной влаги скатываются в воронковидное микропиле, попадая на опылительную каплю, освобождаются от экзины и транспортируются к нуцеллусу. Апикальные клетки нуцеллуса секретируют опылительную каплю при температуре воздуха выше 16° С и его относительной влажности более 50%. Опылительная капля видна на микропиле в течение 5—6 дней рано утром.

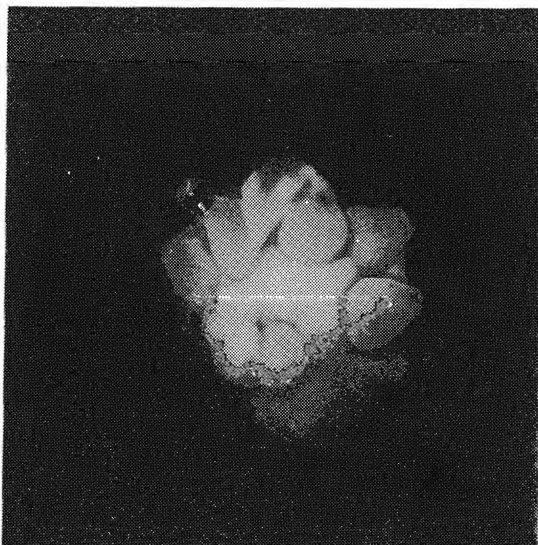


Рис. 9. Женская шишка *Cephalotaxus drupacea* в начале рецептивного периода.

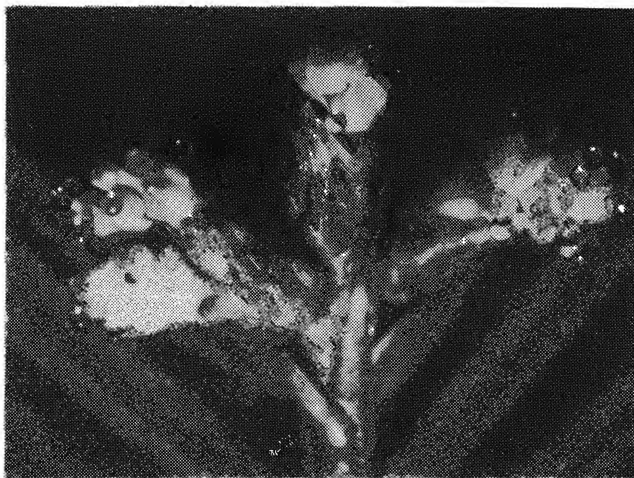


Рис. 10. Побег с женскими шишками *Cephalotaxus drupacea* в середине рецептивного периода.

Женская шишка *J. excelsa* состоит из 4—6 чешуй, в пазухе каждой чешуи развиваются 1—2 семяпочки. Число семяпочек в шишке варьирует от 4 до 12, но большинство шишек несет 5—7 семяпочек. У *J. foetidissima* шишку формируют 3 чешуи, каждая несет, как правило, 1 семяпочку, но иногда у основания чешуи развиваются 2 семяпочки. Число семяпочек в шишке колеблется от 1 до 4. Ко времени опыления семяпочки у обоих видов увеличиваются, чешуи отгибаются от оси шишки и интегумент, образующий микропиле, возвышается над чешуями (рис. 7, *а*, *б*; 8, *а*, *б*). У *J. excelsa* опылительная капля образуется при температуре воздуха выше 10° С и относительной влажности более 60%, у *J. foetidissima* — соответственно при 8° С и 70%. У обоих видов она видна на микропиле в течение 10—14 дней в самые теплые дневные часы.

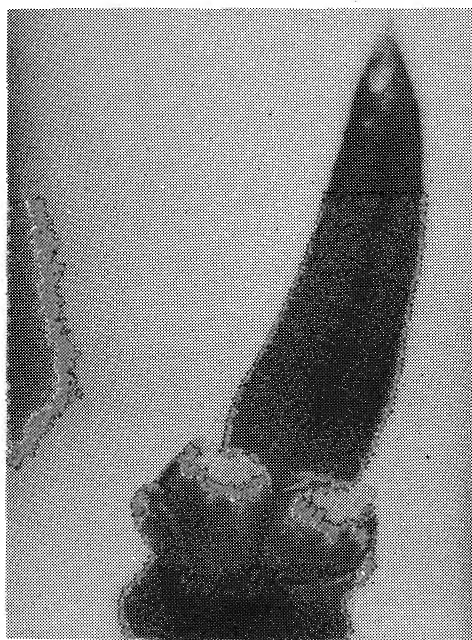


Рис. 11. Мегастробилы *Torreya grandis* перед опылением.



Рис. 12. Побег с мегастробилами *Torreya grandis* перед опылением.

Cephalotaxus drupacea представлен в арборетуме ГНБС двудомными деревьями. Собрания микростробилов расположены на короткой ножке в пазухе листа. Собрание содержит 6—7 микростробилов, каждый из которых состоит из 6—12 микроспорофиллов. Последний несет 2—3 микроспорангия. Двуклеточные пыльцевые зерна без воздушных мешков, разносятся ветром. Небольшие женские шишки расположены по 1—6 в пазухах чешуевидных листьев на верхушках побегов. Шишка состоит из 5—7 чешуй, в пазухе каждой чешуи развиваются 2 семяпочки (рис. 9), в шишке их 10—14. Базальная часть семяпочки окружена эпиматием, который в дальнейшем формирует наружный мясистый покров семени. Ко времени опыления семяпочка хорошо развита, нуцеллус дифференцирован на базальную и апикальную зоны, клетки последней секретируют опылительную каплю, интегумент образует короткий микропилярный канал. При температуре воздуха выше 12.4° С и относительной влажности более 60% секрет заполняет микропилярный канал и образует большую опылительную каплю у входа в микропиле (рис. 9, 10), которая видна в течение 11—13 сут весь световой день. Пыльцевые зерна улавливаются опылительной каплей, освобождаются от экзины и транспортируются к нуцеллусу.

Torreya grandis — двудомное дерево, в арборетуме ГНБС произрастают только женские экземпляры. Одиночные микростробилы расположены в пазухах листьев; 4 микростробила образуют мутовку; каждый микростробил несет 4 микроспорангия. Двуклеточные пыльцевые зерна без воздушных мешков, разносятся ветром. Мегастробилы расположены в пазухах листьев на побегах последнего порядка. Как правило, в пазухе каждого листа развиваются 2 семяпочки (рис. 11). Семяпочка окружена 2 парами стерильных чешуй. Базальная часть семяпочки окружена ариллусом в виде валика. На одном побеге формируется 16—20 семяпочек (рис. 12). Ко времени опыления семяпочка хорошо развита, нуцеллус дифференцирован на базальную и апикальную зоны. При температуре воздуха выше 13.4° С и относительной влажности не менее 70% апикальные клетки нуцеллуса продуцируют секрет, который заполняет микропилярный канал и образует опылительную каплю у входа (рис. 13). Опылительная капля видна на микропиле в течение 12—14 дней. Пыльцевые зерна

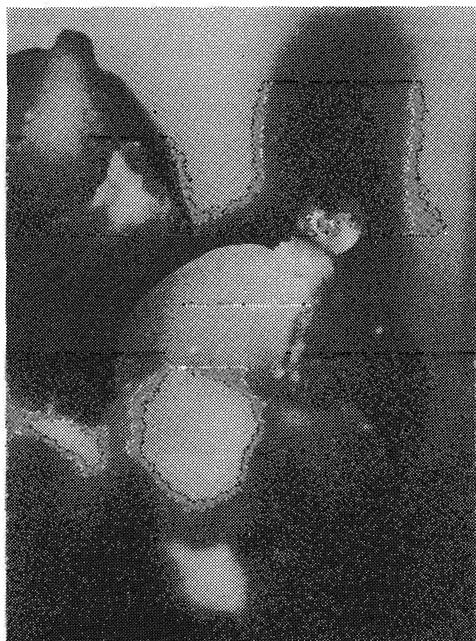


Рис. 13. Мегастробил *Torreya grandis* во время опыления.

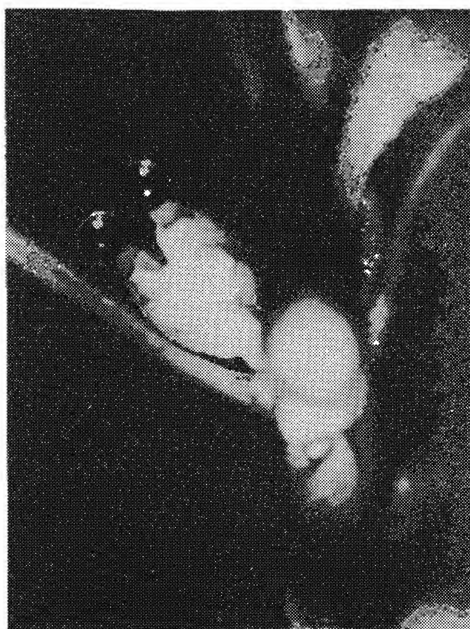


Рис. 14. Мегастробилы *Taxus baccata* в период опыления.



Рис. 15. Мегастробил *Taxus baccata* в период опыления.

улавливаются опылительной каплей, освобождаются от экзины и транспортируются к нуцеллусу. В рецептивный период опылительная капля у этого вида, как правило, видна у входа в микропиле весь световой день.

Taxus baccata в Крыму представлен двудомными деревьями. Микростробил развивается в пазухе листа и состоит из 11—15 щитовидных микроспорофиллов, каждый из которых несет 5—8 микроспорангиев. Одноклеточные пыльцевые зерна без воздушных мешков, разносятся ветром. Женские шишки расположены в пазухе листа. Обычно женская шишка редуцирована до 1 семяпочки, но иногда формируются 2 семяпочки (рис. 14). В период опыления семяпочка хорошо развита, нуцеллус дифференцирован на базальную и апикальную зоны, интегумент срастается с нуцеллусом только в халазальной части и формирует длинный микропилярный канал. При температуре воздуха выше 8° С и относительной влажности не менее 80% у входа в микропиле появляется опылительная капля (рис. 14, 15), которая видна в теплые дневные часы в течение 5—6 дней. Пыльцевые зерна улавливаются опылительной каплей, освобождаются от экзины и транспортируются к нуцеллусу (рис. 4, *в*).

Хотелось бы отметить некоторые особенности, характерные для всех изученных нами видов. У всех видов пыльцевые зерна без воздушных мешков, разносятся ветром и освобождаются от экзины в жидкой среде с pH около 7.0. Время, необходимое для освобождения пыльцевых зерен от экзины, в зависимости от вида колеблется от 3—5 (*Sequoia sempervirens* и *Sequoiadendron giganteum*) до 40 мин (*Libocedrus decurrens*), остальные виды занимают промежуточное положение. Быстрее всего пыльцевые зерна каждого вида освобождаются от экзины в опылительной капле этого же вида. Во время опыления нуцеллус дифференцирован на базальную и апикальную зоны, последняя продуцирует опылительную каплю. В природных условиях скорость всасывания опылительной капли прямо пропорциональна числу попавших на нее пыльцевых зерен. При нанесении на опылительную каплю более 5 пыльцевых зерен она постепенно всасывается и больше уже не появляется до конца рецептивного периода. Если на опылительную каплю нанести пыльцу другого вида, то опылительная капля также всасывается, но через 2—3 ч появляется вновь. При наличии оптималь-

ных гидротермических условий для каждого вида опылительная капля видна у входа в микропиле в течение нескольких суток, обычно это время соответствует продолжительности рецептивного периода в природных условиях. Секрет опылительной капли является питательной средой для формирования пыльцевой трубки. Через 10—15 дней после опыления микропилярный канал закрывается благодаря росту эпидермальных и субэпидермальных клеток интегумента, формирующих микропиле.

Обсуждение результатов

Несмотря на то что у большинства ныне живущих голосеменных растений контакт пыльцевых зерен с нуцеллусом семяпочки осуществляется с помощью опылительной капли (Singh, 1978) и описана она более 80 лет тому назад (Tison, 1911), до настоящего времени этот механизм до конца не изучен. Большинство исследователей считают, что опылительная капля может формироваться только в определенное время суток, чаще всего рано утром. Днем она исчезает, чтобы снова появиться следующим утром (Lawson, 1907; Baird, 1953 Singh, Oberoi, 1962; и др.). Однако еще в 70-х годах было высказано предположение о том, что образование опылительной капли связано с влажностью воздуха (Lill, Sweet, 1977), косвенно это предположение позже было подтверждено другими исследователями (Owens et al., 1980), которые установили, что в теплице, где была высокая влажность, опылительная капля сохранялась у входа в микропиле несколько суток. Наши исследования показали, что при оптимальных температуре и влажности воздуха опылительная капля может формироваться в любое время суток и при отсутствии пыльцы сохраняться до конца рецептивного периода. В природных условиях опылительная капля образуется в то время суток, когда появляются оптимальные условия для секреторной деятельности клеток нуцеллуса. У видов, опыляющихся в холодное время года (зима—ранняя весна), опылительная капля видна у входа в микропиле в самые теплые дневные часы; у видов, пылящих в жаркое время (конец весны—лето), — в утренние часы. У однодомных видов опылительная капля появляется за несколько дней до того, как вскроются микроспорангии на этом же дереве, и таким образом обеспечивается перекрестное опыление. J.R. McWilliam (1958) сравнивал выделение опылительной капли с гуттацией, J.N. Owens (1989) — с выделением нектара. Опылительная капля секретируется апикальными клетками нуцеллуса. В результате ультраструктурных исследований, проведенных на *Biota orientales* (Seridi, Chesnoy, 1986), установлено, что эти клетки образуют секреторную ткань. Они содержат хорошо развитый гранулярный эндоплазматический ретикулум, что свидетельствует об активном белковом синтезе, много рибосом, митохондрий и диктиосом. Аппарат Гольджи образован многочисленными мелкими пузырьками, однако полисахаридный синтез ограничен. Работ по химическому составу секрета опылительной капли очень мало (Tison, 1911; McWilliam, 1958; Ziegler, 1959), а содержащиеся в них данные чрезвычайно противоречивы. Очевидно, это можно объяснить тем, что они выполнены на разных видах. По-видимому, химический состав секрета опылительной капли видоспецифичен. Это косвенно подтверждается нашими опытами. Пыльцевые зерна *Juniperus excelsa* культивировали in vitro на секрете опылительной капли разных видов. Установили, что 98% пыльцевых зерен формировали трубку на секрете этого же вида и в 30% пыльцевых трубок образовались гаметы, тогда как на секрете других видов прорастание шло медленно или его совсем не было, никогда не развивались гаметы.

Многие исследователи отмечали, что всасывание опылительной капли происходит при попадании на нее пыльцевых зерен (Doyle, O'Leary, 1935; Baird, 1953; McWilliam, 1958), причем время реабсорбции у разных видов варьирует от 10 мин до 1 ч (Brennan, Doyle, 1956). Нами установлено, что скорость всасывания зависит от числа пыльцевых зерен, попавших на опылительную каплю. Например, у *J. excelsa* при нанесении на опылительную каплю 1 пыльцевого зерна она оставалась на микропиле до конца рецептивного периода, при нанесении 3 зерен всасывание происходило за

1.5 ч, 5 — за 30 мин; если наносили более 10 зерен, то капля исчезала в течение 12 мин. При свободном опылении одновременно на опылительную каплю, как правило, попадает 3—7 пыльцевых зерен, поэтому время реабсорбции колеблется от 20 мин до 1.5 ч. Необходимо отметить, что процесс реабсорбции в настоящее время не совсем ясен. Некоторые исследователи (Doyle, O'Leary, 1935) считают, что при попадании пыльцевых зерен на опылительную каплю происходит изменение силы поверхностного натяжения, что и обусловливает всасывание. Но не ясно, почему происходит всасывание секрета и при отсутствии пыльцевых зерен. J.R.McWilliam (1958) полагает, что это вызвано водным дефицитом в стробилах и повышенной транспирацией. Нам кажется маловероятным резкое колебание оводненности стробилов в течение суток, тем более что у всех изученных нами видов опыление происходит в декабре—мае, когда еще сохраняется высокая влажность почвы и воздуха. При повышении температуры скорость транспирации действительно возрастает, но опылительная капля исчезает не только при повышении, но и при понижении температуры. H. Ziegler (1959) считает, что выделение опылительной капли — явление физическое, поскольку не ингибируется такими метаболическими ядами, как цианистый калий и фтористый калий. С этим трудно согласиться: апикальная зона нуцеллуса является секреторной тканью, и поэтому выделение секрета — процесс физиологический, а значит, он может успешно протекать в строго определенных условиях, при отсутствии которых апикальные клетки нуцеллуса не продуцируют секрет и опылительная капля исчезает. При попадании пыльцевых зерен на опылительную каплю не только меняется поверхностное натяжение, но и происходят физиолого-биохимические процессы, в результате которых клетки нуцеллуса прекращают секрецию и опылительная капля постепенно всасывается. С помощью опылительной капли происходит узнавание «своих» и «чужих» пыльцевых зерен, ведь выделение секрета в начале и в середине рецептивного периода прекращается только при попадании на нуцеллус более 5 пыльцевых зерен этого же вида, т.е. секреторная функция у всех видов хвойных избирательна. У сосновых в явлении избирательности участвует и женская шишка (Niklas, 1982; Ругузов и др., 1985), устроенная таким образом, что в микропиле семяпочек в первую очередь попадают нормально развитые пыльцевые зерна этого же вида. Очевидно, такую же функцию выполняет женская шишка *Sequoia sempervirens* и *Sequoiadendron giganteum*.

В литературе широко обсуждается формирование опылительной капли у представителей родов *Pinus* и *Picea* (Doyle, O'Leary, 1935; Doyle, 1945; McWilliam, 1958; Dogra, 1964; Owens, Blake, 1984; Owens et al., 1987; Мошкевич, 1987). По нашим данным (Ругузов, Склонная, 1988), жидкость в микропиле семяпочки *Pinus pallasiana* D.Don появляется уже после того, как туда попадают пыльцевые зерна, которые и индуцируют выделение жидкости. В неопыленных семяпочках жидкости в микропиле не наблюдали. Однако при изучении механизма опыления у *Picea engelmannii* Engelm. (Owens et al., 1987) отмечено наличие жидкости в микропиле неопыленных семяпочек. Очевидно, по этому вопросу необходимы дополнительные исследования. Как было отмечено McWilliam (1958), опылительная капля у *Pinus* появляется при разрушении апикальных клеток нуцеллуса, а не в процессе их секреторной активности, что характерно для представителей таксодиевых, кипарисовых, головчатотиссовых и тиссовых. Было также высказано мнение, что у сосновых жидкость в микропиле способствует ориентации пыльцевых зерен таким образом, что проростковая пора направлена к нуцеллусу (Doyle, 1945). Однако в более поздних исследованиях эта точка зрения не подтвердилась (McWilliam, 1958; Ругузов, Склонная, 1988). Какая же функция жидкости в микропиле сосновых? Известно, что у видов *Pinus* и *Picea* проростковая пора открывается только в условиях повышенной влажности. Очевидно, выделение жидкости способствует открыванию проростковой поры и является питательной средой на начальных этапах формирования пыльцевой трубки.

Таким образом, функции опылительной капли в филогенезе менялись: у *Sequoia sempervirens* и *Sequoiadendron giganteum* опылительная капля выполняет транспор-

тную и питательную функции; у *Taxodium distichum, Cryptomeria japonica, Libocedrus decurrens* и *Juniperus oxycedrus* — избирательную, транспортную и питательную; *J. excelsa, J. foetidissima, Cephalotaxus drupacea, Taxus baccata* и *Torreya grandis* — собирательную, избирательную, транспортную и питательную функции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кузнецов С.И., Ругузов И.А. Методические рекомендации по фенотипической оценке хвойных при интродукции на юге СССР. Ялта: Изд-во Никитск. бот. сада, 1976. 20 с. — *Мошкович А.М.* Опыление ели в условиях Молдавии. Макростробил и семяпочка в период опыления // Эмбриология и анатомия репродуктивных и вегетативных органов некоторых низших и высших растений. Кишинев: Штиинца, 1987. С. 37—50. — *Ругузов И.А.* О двух способах доставки пыльцевого зерна на нуцеллусы семяпочек хвойных растений // Бюл. Гос. Никитск. бот. сада. 1975. Вып. 2 (27). С. 48—50. — *Ругузов И.А., Захаренко Г.С., Склонная Л.У.* Закономерности опыления растений порядка *Coniferales* // Цитолого-эмбриологические и генетико-биохимические основы опыления и оплодотворения растений. Киев: Наукова думка, 1982. С. 257—259. — *Ругузов И.А., Склонная Л.У.* Эколого-генетические закономерности адаптации хвойных растений Крыма // Тр. Гос. Никитск. бот. сада. 1988. Т. 104. С. 6—25. — *Ругузов И.А., Склонная Л.У., Кузнецов С.И.* Сравнительное изучение строения женской шишки сосны крымской и кедра гималайского в связи с семенной продуктивностью в Крыму // Биология семян интродуцированных растений. М.: Наука, 1985. С. 130—135. — *Шевченко С.В., Ругузов И.А., Ефремова Л.М.* Методика окраски постоянных препаратов метиловым зеленым и пиронином // Бюл. Гос. Никитск. бот. сада. 1986. Вып. 60. С. 99—101. — *Baird H.M.* The life history of *Callitris* // Phytomorphology. 1953. Vol. 3. P. 258—284. — *Brennan M., Doyle J.* The gametophytes and embryogeny of *Athrotaxis* // Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. 1956. Vol. 27. P. 193—257. — *Dogra P.D.* Pollination mechanisms in gymnosperms. Advances in palynology // Nat. Bot. Gard. Lucknow. Annu. Rep. 1964. P. 142—175. — *Doyle J.* Developmental lines in pollination mechanisms in *Coniferales* // Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. Ser. A. 1945. Vol. 24. P. 43—62. — *Doyle J., O'Leary M.* Pollination in *Pinus* // Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. 1935. Vol. 21. P. 181—190. — *Konar R.N., Oberoi Y.P.* Recent work on reproductive structures of living conifers and taxads — a review // Bot. Res. 1969. Vol. 35. P. 89—116. — *Lawson A.A.* The gametophytes and embryo of the *Cupressineae* with special reference to *Libocedrus decurrens* // Ann. Bot. 1907. Vol. 21. N 82. P. 281—301. — *Lill B., Sweet G.B.* Pollination in *Pinus radiata* // New Zeal. J. For. Sci. 1977. Vol. 7. P. 21—34. — *McWilliam J.R.* The role of the micropyle in the pollination of *Pinus* // Bot. Gaz. (Chicago). 1958. Vol. 120. P. 109—117. — *Niklas K.J.* Simulated and empiric wind pollination patterns of conifer ovulate cones // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. Biol. Sci. 1982. Vol. 79. N 2. P. 510—514. — *Owens J.N.* Mechanisms of pollination and fertilization in conifers. Phylogeny Joint meet. Can. Bot. Assoc. Toronto. 6—10 Aug. 1989 // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. N 6. Suppl. P. 221. — *Owens J.N., Blake M.D.* The pollination mechanism of Sitka apruce (*Picea sitchensis*) // Can. J. Bot. 1984. Vol. 62. N 6. P. 1136—1148. — *Owens J.N., Simpson S. J., Molder M.* The pollination mechanism in yellow cedar (*Chamaecyparis nootkatensis*) // Can. J. For. Res. 1980. Vol. 10. P. 564—572. — *Owens J.N., Simpson S.J., Caron G.E.* The pollination mechanism of Engelmann spruce (*Picea engelmannii*) // Can. J. Bot. 1987. Vol. 65. N 7. P. 1439—1450. — *Seridi R., Chesnoy L.* Ultrastucture et cytochimie des cellules superficielles du nucelle de *Thuya orientalis* L. (=*Biota orientalis* (L.) Endl.) au moment de l'emission de la goutte micropylaire // Bull. Soc. bot. Fr. 1986. Vol. 133. N 2. P. 111—124. — *Singh H.* Embryology of gymnosperms // Gebrüder Borntraeger. Stuttgart, 1978. P. 1—302. — *Singh H., Oberoi Y.P.* A contribution to the life history of *Biota orientalis* Endl. // Phytomorphology. 1962. Vol. 12. P. 373—393. — *Tison A.* Remarques sur les gouttelettes des ovules de Conifers // Mem. Soc. Linn. Normandie. 1911. Vol. 24. P. 51—61. — *Ziegler H.* Über die Zusammensetzung des «Bestäubungstropfens» und den Mechanismus seiner Sekretion // Planta. 1959. Vol. 52. P. 587—599.

Государственный Никитский ботанический сад
Ялта

Получено 17 IV 1992

УДК 581.33:582.594.2

О.И. Лагутова, А.А. Чеботарь

ИССЛЕДОВАНИЕ ЭМБРИОГЕНЕЗА *ORCHIS PURPUREA* И *ORCHIS PROVINCIALIS* (*ORCHIDACEAE*)

O.I. LAGUTOVA, A.A. CHEBOTARU. THE STUDY OF THE EMBRYOGENESIS IN *ORCHIS PURPUREA* AND *ORCHIS PROVINCIALIS* (*ORCHIDACEAE*)

Проведен эмбриологический анализ 2 представителей сем. *Orchidaceae*, произрастающих в Крыму. Описаны основные этапы эмбриогенеза и развития эндосперма.

В научной литературе имеются сведения об эмбриогенезе представителей сем. *Orchidaceae* (Swamy, 1949; Поддубная-Арнольди, 1964, Терехин, Камелина, 1969; Савина, 1972; и др.). Однако эмбриология многих видов рода *Orchis* в научной литературе освещена недостаточно. Это касается видов, произрастающих на территории Крымского региона, которые принадлежат к редким и исчезающим растениям.

Объект исследования и методика

Объектами нашего исследования были 2 вида орхидей — *Orchis purpurea* Huds. и *O. provincialis* Balb., занесенных в «Красную книгу СССР». У этих видов изучали формирование и развитие зародыша с целью выяснения причин их слабого воспроизведения.

Материал собрали в окр. г. Ялты в апреле—мае 1989 г. Использовали фиксатор Карнуа. Препараты окрашивали метилгрюнпиронином с подкраской алциановым синим по разработанной в отделе цитогенетики Государственного Никитского ботанического сада методике.

Результаты и их обсуждение

У *O. purpurea* зигота увеличивается в размерах и после некоторого периода покоя делится поперечной перегородкой на 2 клетки — базальную и терминальную (рис. 1). В результате поперечного деления базальной клетки формируется 3-клеточный проэмбрио, состоящий из терминальной, средней и инициальной суспензорной клеток. Терминальная клетка делится продольной перегородкой, формируя 4-клеточный проэмбрио. На этой стадии наблюдали как Т-образное, так и линейное расположение клеток. Деление средней клетки продольной перегородкой ведет к образованию квадранта клеток в 6-клеточном проэмбрио. Клетки квадранта делятся поперечной перегородкой, формируя 2 ряда. В результате дальнейшего деления этих рядов клеток формируется глобулярный зародыш с четко выраженной эмбриодермой. Многоклеточный суспензор (7—9 клеток) образуется благодаря поперечному делению инициальной клетки суспензора и ее производных. Суспензор 1-рядный, не ветвится, по мере роста выходит за пределы микропиле и выполняет гаусториальную функцию. К моменту полного созревания зародыша суспензор разрушается.

У *O. provincialis* наблюдали сходный процесс эмбриогенеза. Имелись также и отличительные особенности. Так, если у *O. provincialis* средняя клетка может делиться как продольной (рис. 2), так и поперечной перегородками, то у *O. purpurea* наблюдается только продольное деление средней клетки (рис. 3).

Зрелый зародыш исследуемых орхидей овальной формы, имеет вид недифференцированной клеточной массы. Число клеток, составляющих зрелый зародыш, невелико. Наблюдались случаи полиэмбрионии.

В ходе исследования мы попытались выяснить уровень развития эндосперма. У *O. purpurea* и *O. provincialis* наблюдали образование первичного ядра эндосперма

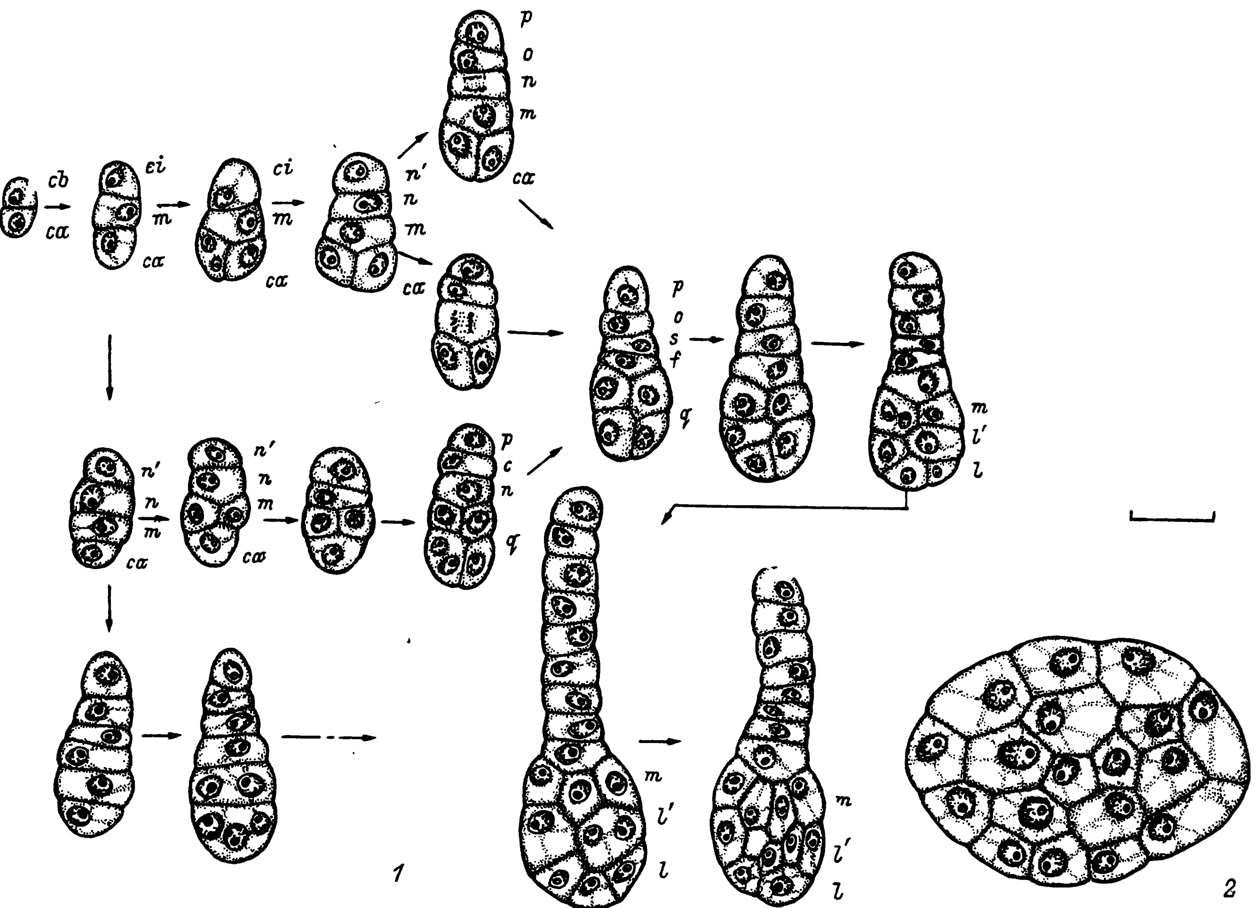


Рис. 1. Эмбриогенез *Orchis purpurea.*

1 — основные этапы эмбриогенеза, *2* — зрелый зародыш. Клетки: *ca* — терминальная, *cb* — базальная, *ci* — инициаль суспензора, *m* — средняя; *n, n', o, p, s, f* — производные инициальной клетки; *q* — квадрант клеток; *l, l'* — ряды клеток, производные терминальной клетки. Масштабная линейка — 20 мкм.

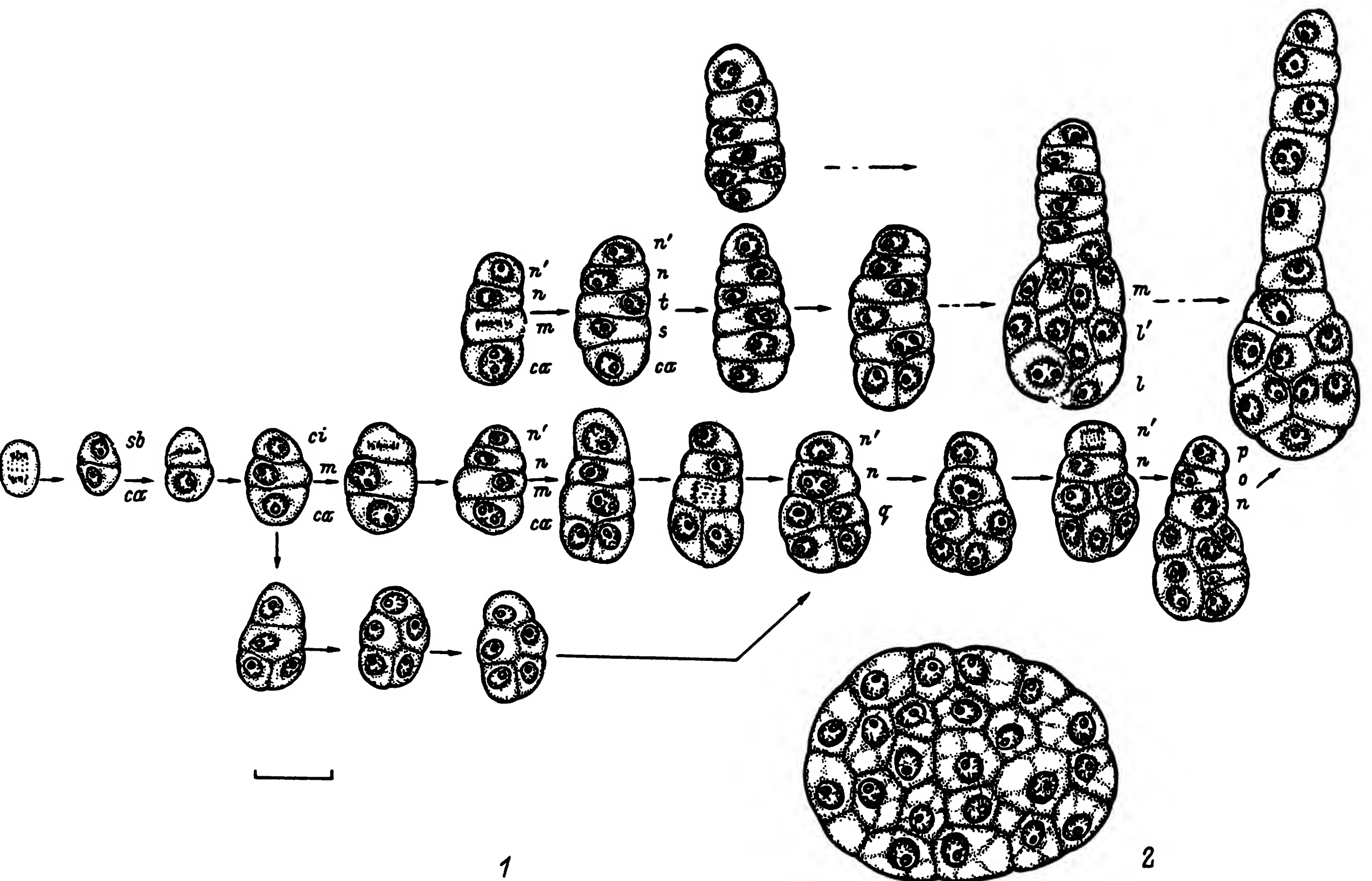


Рис. 2. Эмбриогенез *Orchis provincialis*.

Обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка — 20 мкм.

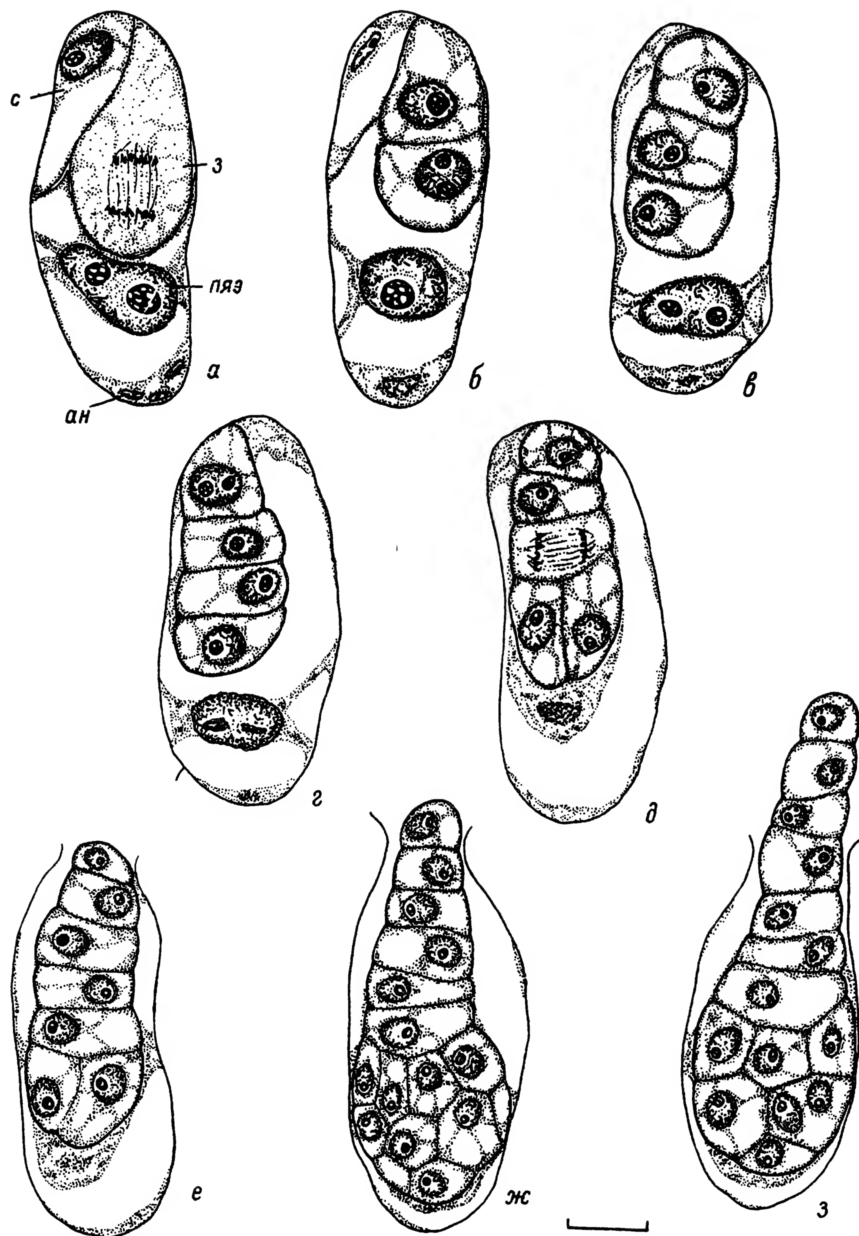


Рис. 3. Развитие зародыша и центральной клетки зародышевого мешка *Orchis purpurea*.

а — зародышевый мешок после оплодотворения, *б—д* — ранние стадии развития проэмбрио, *е—з* — зародыш с развитым суспензором; *ан* — антипода, *з* — зигота, *пяэ* — первичное ядро эндосперма, *с* — синергида. Масштабная линейка — 10 мкм.

(рис. 3, *а, б*). При этом спермий входит в контакт и объединяется с ядром центральной клетки. Полярные ядра не всегда сливаются, и тогда спермий контактирует с одним из них. В изученном материале не было обнаружено ни одного случая деления первичного ядра эндосперма. Вскоре после образования эндосперма наблюдали призна-

ки его дегенерации. Если на стадии 2—5-клеточного проэмбрио еще можно обнаружить интактное ядро, то в дальнейшем оно перестает выделяться (рис. 3, *б—д*). Спустя 10 сут с момента оплодотворения эндосперм выглядит как участок густой, ярко окрашенной цитоплазмы близ апикального конца развивающегося зародыша. Остатки эндосперма в виде небольшого сгустка цитоплазмы наблюдали спустя 16 сут с момента оплодотворения, когда зародыш находился на глобулярной стадии. Для дальнейшего созревания зародыша эндосперма как источника питания явно недостаточно. Зрелый зародыш, обнаруженный спустя 29 сут с момента оплодотворения, по размерам приблизительно в 2 раза больше глобулярного. Увеличение размера зародыша происходит за счет увеличения объема клеток. По-видимому, основную трофическую функцию на более поздних стадиях развития зародыша выполняет суспензор.

Таким образом, удалось установить, что в образовании зародыша у *Orchis purpurea* и *O. provincialis* принимают участие терминальная и средняя клетки. Эмбриогенез относится к группе B Onagrad-типа, согласно классификации B.G. Swamy (1949). Зрелый зародыш не дифференцирован на органы, представлен небольшой группой крупных клеток. Зародыш и эндосперм сильно редуцированы. Первичное ядро эндосперма выполняет трофическую функцию на ранних стадиях развития зародыша. Главное значение в обеспечении питанием зародыша на более поздних стадиях развития имеет, вероятно, суспензор.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Поддубная-Арнольди В.А. Сравнительное эмбриологическое исследование представителей семейства орхидных // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1964. Вып. 54. С. 51—62. — *Савина Г.И.* Процесс оплодотворения у *Ophrys insectifera* L. // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 3. С. 382—392. — *Терехин Э.С., Камелина О.П.* Эндосперм *Orchidaceae* (к вопросу о редукции) // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 5. С. 657—665. — *Swamy B.G.L.* Embryological studies in the *Orchidaceae*. Embryogeny // Am. Midl. Nat. 1949. Vol. 41. P. 184—232.

Государственный Никитский ботанический сад
Ялта

Получено 11 VII 1991

УДК 581.162.3:582.912.46

В.Б. Гедых

К ВОПРОСУ ОБ ОПЫЛЕНИИ В РОДЕ *OXYCOCCUS* (*ERICACEAE*)

V.B. GEDYCH. ON THE POLLINATION IN THE GENUS *OXYCOCCUS* (*ERICACEAE*)

Приведены результаты наблюдений за цветением 2 видов рода *Oxycoccus*. Описан прибор для измерения пространственной ориентации мелких ботанических объектов. Обсуждается возможная зависимость потерь в урожае от угла наклона цветка.

У многих современных покрытосеменных преобладает смешанный тип опыления с акцентом на энтомофилии (Гринфельд, 1962). На преимущественно перекрестное опыление у дикорастущих видов клюквы *Oxycoccus* указывает А.Б. Горбунов (1972). Установлено, что диких насекомых-опылителей на коммерческих болотах немного (Hall, Nickerson, 1986). Истинное число пыльцевых зерен клюквы, переносимых пчелой, посещающей цветок, неизвестно, а сопоставить эффект ветро- и пчелоопыления трудно, однако есть основания предполагать, что ветер может переносить с цветка на цветок достаточное количество пыльцы и способствовать заложению значительной части плодов (Papke et al., 1980). По мнению Дж.Ш. Шумейкера (1958 : 370), пчелы, посещающие цветки клюквы в поисках нектара, «как правило, не ка-

саются рыльца, но способствуют опылению, сотрясая цветки». P. Zandonella констатирует, что существуют виды или группы видов, у которых оба типа опыления не только сосуществуют, но и взаимно дополняют друг друга (1984 : 93). Поэтому представляется важным выделить признаки адаптации цветка клюквы к типу опыления и измерить соответствующие параметры цветка. Косвенная оценка участия ветра в опылении по параметрам цветка составила цель настоящей работы.

Материал и методика

На плантации *Oxycoccus macrocarpus* (Ait.) Pers., заложенной в Гомельской обл. Белоруссии, методом МГК-2 (Гедых, 1988) определены потенциальный (по цветкам) и биологический (по ягодам) урожаи *O. macrocarpus*; учтены посещения цветков пчелами; подсчитано количество пыльцевых тетрад вблизи цветков; разработан и использован прибор для измерения пространственной ориентации пестика цветка. В естественных зарослях *O. palustris* Pers. на верховых болотах Белорусского Полесья прослежена последовательность распускания цветков в соцветии, оценено влияние на этот процесс локализации генеративных побегов по элементам рельефа.

Результаты и обсуждение

Проведенные нами учеты урожая *O. macrocarpus* и его сохранности (от цветения до созревания) показывают, что при общей тенденции увеличения урожая с возрастом молодой плантации случаются неурожаи, а средний фактический урожай ягод за 5-летие составил всего 51% от теоретического, рассчитанного по числу цветков (табл. 1).

Обычно главными причинами потерь урожая считают неблагоприятные погодные условия, а также пагубное влияние болезней и вредителей (Franklin, 1948; Liebster, 1972). Не отвергая полностью устоявшегося представления, мы обратили особое внимание на зависимость сохранности урожая от вероятности эффективного опыления.

ТАБЛИЦА 1

Примерная динамика урожая *Oxycoccus macrocarpus* на Гомельской плантации

Сорт	Величины урожаев по годам, т/га					
	1987	1988	1989	1990	1991	среднее значение
Early Black	9.2/3.4 (37)	9.3/4.9 (53)	0.7/0.6 (86)	3.1/2.2 (71)	13.5/6.5 (48)	7.2/3.5 (49)
Franklin	9.8/4.3 (44)	11.5/4.9 (43)	1.6/1.3 (81)	3.4/2.5 (74)	14.9/8.3 (56)	8.2/4.3 (52)

Примечание. Слева от косой черты дана теоретическая оценка урожая по цветкам, справа — действительный урожай (по ягодам), в круглых скобках — сохранность урожая, %.

ТАБЛИЦА 2

Интенсивность посещения пчелами цветков *Oxycoccus macrocarpus* на Гомельской плантации в 1991 г.

Дата учета	Число цветков, посещенных пчелой за 1 мин				Критерий Стьюдента t	
	$\bar{X}\pm m_{\bar{X}}$	σ	V, %	p, %	частный	парный
4 VI	11.71±0.72	1.91	16.3	6.2	16.25	3.25
27 VI	10.26±0.45	1.94	18.9	4.3	23.04	

Примечание. Здесь и в табл. 5 приняты следующие обозначения: $\bar{X}\pm m_{\bar{X}}$ — среднее арифметическое и его ошибка, σ — среднее квадратическое отклонение, V — коэффициент вариации, p — показатель точности, t — критерий достоверности Стьюдента.



Рис. 1. Последовательность формирования соцветия *Oxycoccus palustris*.

а — набухание генеративной почки, *б* — разверзание, *в* — бутонизация, *г* — цветение, *д* — первичный и вторичный изгибы.



Рис. 2. Формирование соцветия *Oxycoccus macrocarpus*.

В июне 1991 г. на Гомельской плантации *O. macrocarpus* мы провели учет посещений цветков пчелами (табл. 2). Оказалось, что пчела в состоянии посетить до 10 цветков клюквы за 1 мин. Визуально мы отмечали до 6 пчел, одновременно работавших в контуре метровой учетной площадки. Несложный расчет показывает, что при данной интенсивности посещений пчелами цветков все цветки на 1 га самой урожайной плантации будут посещены менее чем за 1 ч. Если бы каждое посещение сопровождалось эффективным опылением, то можно было бы ожидать регулярных высоких урожаев при высокой их сохранности. Однако этого, как видно из табл. 1, не происходит.

Представляется целесообразным сопоставить потери урожая с вероятностью недоопыления посредством ветра. По нашему мнению, для этого необходимо учесть три аспекта рассматриваемого вопроса: во-первых, морфологическую адаптацию соцветия и цветка к перехвату пыльцы; во-вторых, количество пыльцевых тетрад в приземном слое цветущего ягодника; в-третьих, вероятность попадания пыльцы на рыльце пестика цветка.

22 мая 1989 г. на окраине верхового болота (52-й квартал Букчанского лесничества Милошевичского лесхоза Гомельской обл.) мы сделали серию натурных зарисовок последовательности распускания цветков в соцветии *O. palustris* (рис. 1). Зрелость цветка определяется его расположением на цветоносной оси; расположенные ниже бутоны распускаются раньше. Первичный изгиб цветоножки (ближе к ее вершинке) появляется еще в фазу начала бутонизации, а вторичный изгиб (ближе к основанию плодоножки) формируется по мере созревания ягоды (рис. 1, *д*). У *O. macrocarpus* цветоножка толще и вдвое короче (рис. 2), поэтому существует лишь один изгиб, но акропетальная последовательность распускания цветков сохраняется.

Легкий ветер несколько мешал нашим зарисовкам, но благодаря этому обстоятельству у нас возникли новые ассоциации, а наблюдения и размышления прошлых лет обрели некоторую стройность. Цветок клюквы представился нам как самонаводящаяся биологическая система. Действительно, некоторая парусность ажурного венчика вызывает заметную вибрацию цветка на ветру (с амплитудой 1—2 мм), что содействует освобождению пыльцевых тетрад и способствует увеличению зоны «поиска» и захвата тетрад рыльцем пестика. Надо полагать, что у зрелого цветка крутоотогнутые лепестки, смыкаясь над формирующейся завязью, способны временно

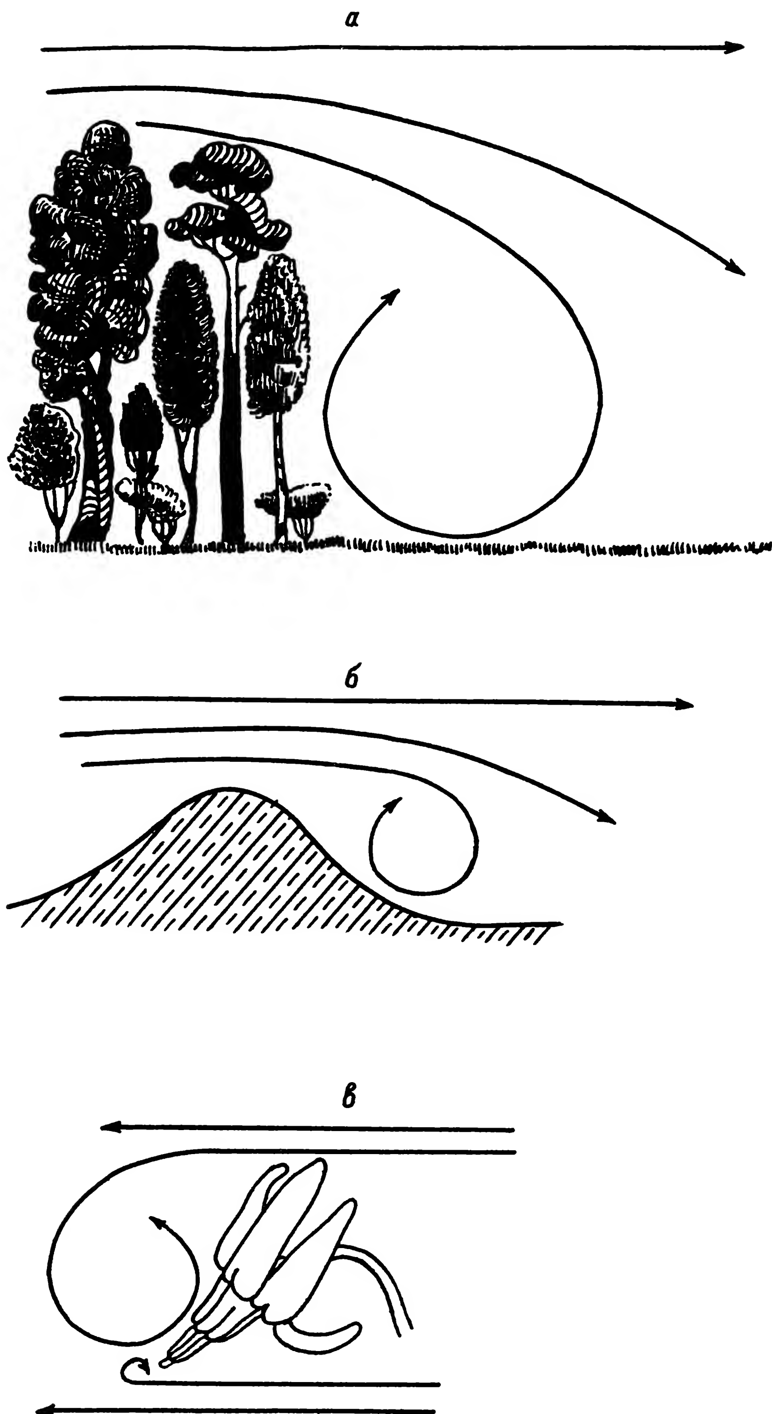


Рис. 3. Турбулентное движение воздушного потока вблизи препятствий разной величины: у стены леса (*а*), у кочки (*б*), у цветка (*в*).

защитить ее от заморозка. Ту же функцию защиты от заморозка выполняет и прогрессирующее поникание цветка, а затем и завязи, в результате чего формирующаяся будущая ягода погружается в слой переплетающихся побегов. Известно (Тюлин,

ТАБЛИЦА 3

Дисперсионный анализ данных о влиянии локализации цветоносных осей по элементам рельефа на число членов соцветия (*N*) и их соотношение (*J*) у *Oxycoccus palustris*

Источник вариации	Сумма квадратов отклонений *SS*	Степень свободы df	Дисперсия σ^2	Критерий Фишера *F*		Сила влияния η^2
				фактический	P=0.01	
1. Число членов соцветия (*N*)						
Общий	393.51	291				
Фактор локализации	1.03	2	0.52	0.38	4.68	0.003
Случайный	392.48	289	1.37			
2. Индекс цветения (*J*)						
Общий	186.64	286				
Фактор локализации	35.30	2	17.65	33.12	4.68	0.19
Случайный	151.34	284	0.53			

ТАБЛИЦА 4

Пыльцевые тетрады *Oxycoccus macrocarpus* на Гомельской плантации в 1991 г.

Учитываемые показатели	Учетные и расчетные данные		
	17—18 VI	25—26 VI	среднее значение
1. Фактическое число тетрад на приемнике флюгерной ловушки при суточной экспозиции, шт/мм^2/сут	6.63/3.59 (5.11)	5.11/2.76 (3.94)	5.87/3.17 (4.57)
2. Расчетное число тетрад:			
а) на приемнике флюгерной ловушки, шт/мм^2/неделя	46.41/25.11 (35.8)	35.77/19.31 (27.6)	41.09/22.21 (31.7)
б) на рыльце пестика, если [Sф=0.071 мм^2], шт/неделя	3.39/1.78 (2.59)	2.54/1.37 (1.96)	2.97/1.58 (2.27)
в) на рыльце пестика, если [Sэфф=sin α (Sф)], шт/неделя	1.30/0.98 (1.14)	1.40/0.76 (1.08)	1.35/0.87 (1.11)

Примечание. Слева от косой черты приведены данные по сорту Franklin, справа — по сорту Early Black, в круглых скобках — средняя величина по сортам.

1970), что лучший рост и хорошее плодоношение *O. palustris* приурочены к положительным элементам нано- и мезорельефа южной экспозиции. Но, на наш взгляд, это обусловлено не только лучшими условиями свето-, тепло- и влагообеспеченности, но и явлениями турбулентности воздушного потока вблизи препятствий разного размера, начиная от стены леса и кончая кочкой, а может быть, и отдельным цветком (рис. 3). В рассматриваемой проблеме ветроопыления высокую способность турбулентных потоков к передаче цветку определенного количества движения можно расценивать как явление, благоприятствующее опылению растений, волею случая (или тропизма особого рода) оказавшихся в зонах повышенной турбулентности.

Под влиянием этих ассоциаций возник замысел (немедленно реализованный) подсчитать в соцветиях число бутонов, распускающихся и распустившихся цветков в зависимости от локализации цветоносных осей на вершине кочки, на ее северном и южном склонах. Результаты подсчетов обработаны методом дисперсионного анализа с тремя градациями фактора локализации цветоносов (табл. 3). В 1-м варианте дисперсионного комплекса использованы первичные данные о количестве членов соцветия. Во 2-м варианте данные по каждому соцветию трансформированы в балльный индекс цветения: $J=\Sigma(n\,b)/N$, J — индекс цветения соцветия, n — число членов группы, b — балл члена группы (1 балл для бутона, 2 — для распускающегося цветка, 3 — для распустившегося цветка), N — общее число членов в соцветии.

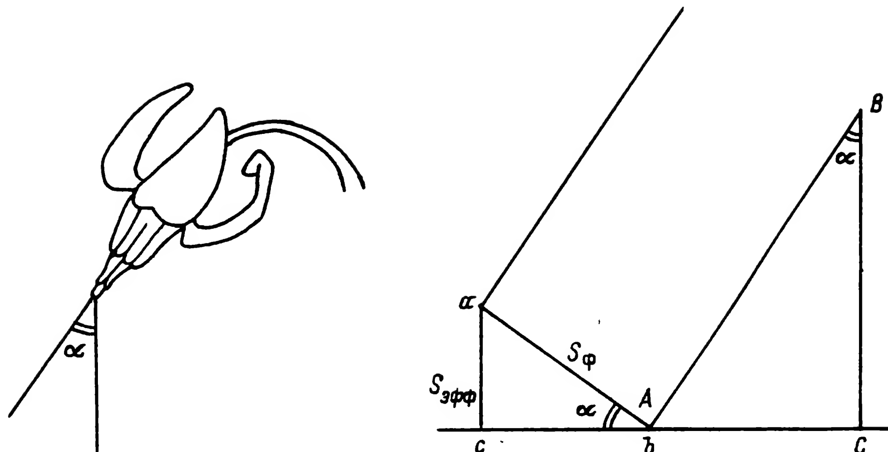


Рис. 4. Угол отклонения пестика цветка от вертикали, равный углу «атаки» летящих тетрад на рыльце пестика.

Оказалось, что положение цветоносной оси в микрорельефе не влияет на число ее компонентов, но существенно влияет на индекс цветения (J). Распустившихся цветков было больше на южном склоне кочки, меньше — на вершине и еще меньше — на северном склоне. Преобладание в Белоруссии северо-западных ветров дает дополнительное объяснение процветания клюквы на кочках и опушках южной экспозиции.

Для учета количества пыльцевых тетрад в цветущем клюквеннике мы изготовили флюгерные ловушки и установили их в центре каждого чека сортов Franklin и Early Black на высоте до 5 см от поверхности клюквенного ковра. Плексигласовый двухтяжевый приемник (Клочко, 1970) покрывали слоем вазелина и экспонировали 24 ч, после чего подсчитывали число осевших на тяжах пыльцевых тетрад в поле зрения микроскопа при увеличении × 120. Заметны различия в количестве уловленных тетрад во времени и по сортам (табл. 4).

С учетом площади чувствительной поверхности рыльца пестика цветка *Oxycoccus macrocarpus*, принятой нами за 0.071 мм^2, появляется возможность оценить ожидаемое число улавливаемых рыльцем тетрад за период функционирования цветка, обычно считающийся равным неделе (Van der Kloet, 1983). Однако нужно принять во внимание тот факт, что в отличие от приемника флюгерной ловушки рыльца пестиков в силу поникания цветоножки ориентированы далеко не вертикально. Поэтому по «углу атаки» приносимой ветром тетрады ($< \alpha$) можно определить эффективную (спроецированную на вертикальную плоскость) площадь рыльца ($S_{эфф}$), отличающуюся от реальной ($S_ф$), по формуле $S_{эфф}=\sin\alpha\,(S_ф)$, где $S_ф$ — реальная площадь рыльца, α — угол атаки летящих тетрад, $S_{эфф}$ — эффективная площадь рыльца. В первом приближении отношение $S_{эфф}/S_ф$, измеряемое $\sin\alpha$, можно рассматривать как вероятность улавливания рыльцем горизонтально перемещаемой ветром тетрады. Из несложного геометрического построения (рис. 4) следует, что искомый угол отклонения плоскости рыльца от горизонтали равен (по подобию треугольников Δabc и ΔABC) углу отклонения продольной оси цветка (совпадающей с ориентацией пестика) от вертикали, а последний угол измерить в природе гораздо проще. Измеряя угол α, можно судить о доступности рыльца для переносимых ветром пыльцевых тетрад.

Для измерения пространственной ориентации мелких ботанических объектов нами разработан фитогониометр (рис. 5). Прибор состоит из рукояти *1*, неподвижного четвертного лимба *2* со стрелкой-указателем *3*, поворачиваемой посредством тяги *4* подпружиненным штоком *5*, и качающегося полулимба *6* с компасом *7*. Шкалы четвертного лимба и полулимба размечены с шагом в 10 и 5° соответственно.

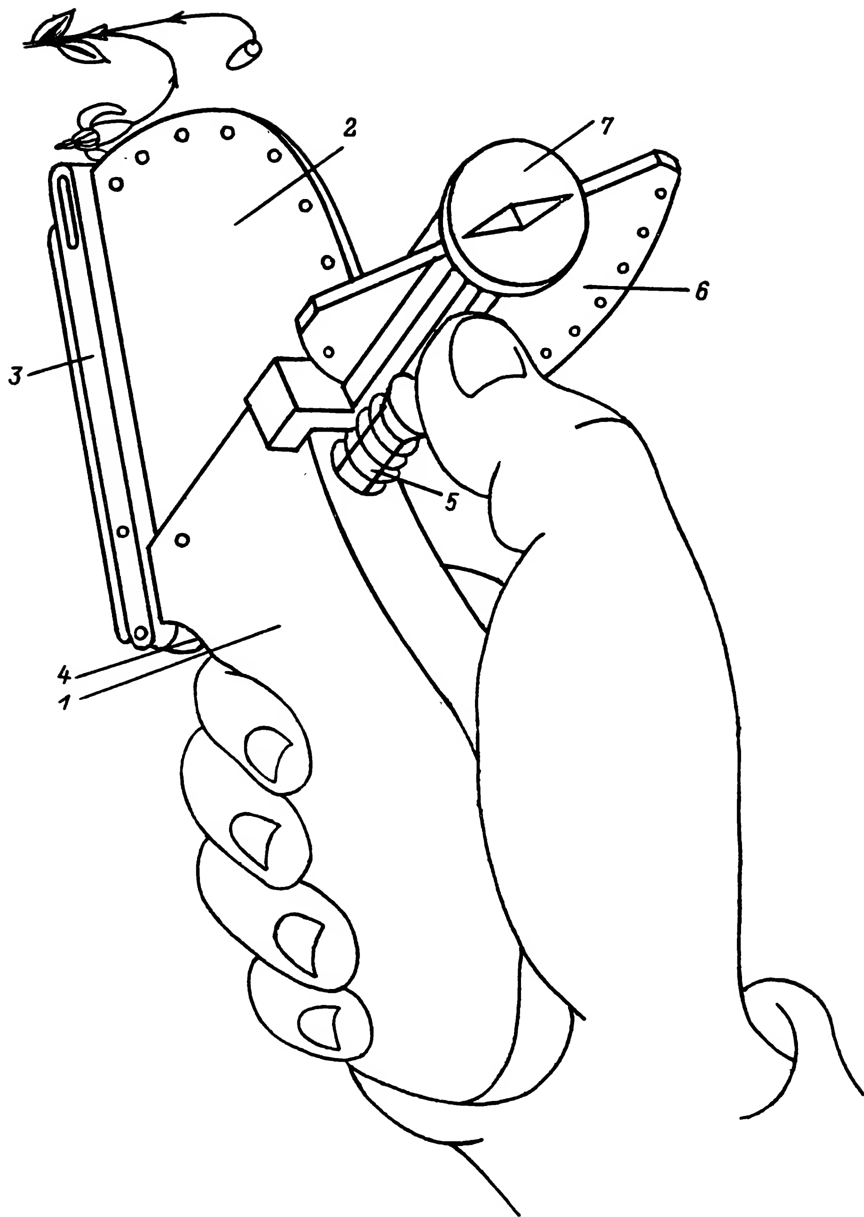


Рис. 5. Общий вид фитогониометра и процедура измерения угла α наклона пестика цветка клюквы. Объяснения в тексте.

Для определения угла наклона (α) пестика (т.е. его отклонения от вертикали) мы подводили к нему передний край стрелки-указателя, поворачивая кисть руки до их взаимной параллельности. Отклонения от вертикали измеряли по полулимбу, а отклонения от меридиана — по компасу. Результаты замеров наклона цветков *O. macrocarpus* на плантациях в Гомельской и Витебской областях Белоруссии приведены в табл. 5. Подтвердился факт поникания цветков к концу цветения. Очевидна близость величин степени сохранности урожая (51%, или в долях единицы 0.51) и значения $\sin \alpha$=0.55, определяющего вероятность улавливания пыльцевой тетрады рыльцем пестика в период максимального цветения.

Таблица 5

Угол наклона (α) цветков *Oxycoccus macrocarpus*

Дата учета, область, фенофаза	Угол отклонения по вертикали					Критерий Стьюдента *t*	
	$\bar{X} \pm m_{\bar{X}}$, град	σ	V, %	*p*, %	sin α	частный	парный
2 VII 1991, Витебская, пик цветения	33.52±1.32	16.39	48.9	3.9	0.552	25.38	6.33
12 VII 1991, Гомельская, конец цветения	22.67±1.09	13.93	61.4	4.8	0.385	20.73	

Выводы

1. Акропетальная последовательность распускания цветков в рыхлом соцветии рода *Oxycoccus* в сочетании с их протандричностью приводит к тому, что преимущество при ветроопылении получают нижерасположенные цветки, у которых способность рыльца к восприятию пыльцы выше.

2. Приуроченность растений клюквы к склонам кочек и опушкам южной экспозиции может быть связана с турбулентностью обтекающих их воздушных потоков.

3. Компактно-ажурная конструкция венчика цветка клюквы вызывает его вибрацию на ветру, что содействует успешному опылению. Амплитуду вибрации можно связать с длиной и толщиной цветоножек, убывающей в роде *Oxycoccus* от клюквы болотной и мелкоплодной к клюкве крупноплодной, существенно различающихся обилием цветения.

4. На плантации в южной Белоруссии за минувшее 5-летие средняя сохранность урожая *O. macrocarpus* составила 51% (или 0.51, если принять потенциальный урожай за единицу).

5. В пик цветения угол наклона пестика цветка клюквы *O. macrocarpus* колеблется около 33°, величину синуса которого в первом приближении можно принять за вероятность (*P*) улавливания рыльцем приносимой ветром пыльцевой тетрады (sin 33° = =*P* = 0.55).

6. Есть основания считать недоопыление ветром цветков клюквы возможной причиной потерь урожая.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горбунов А.Б. О цветении и опылении дикорастущих видов клюквы в Сибири // Бюл. ГБС. 1972. Вып. 84. С.49—53. — *Гедых В.Б.* Учет обилия клюквы ротационной учетной площадкой // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 11. С. 1630—1633. — *Гринфельд Э.К.* Происхождение антофилии у насекомых. Л.: Тип. ЛОЛТУ, 1962. 183 с. — *Клочко А.И.* Анализ воздуха на заспоренность // Защита растений. 1970. № 6. С. 40—41. — *Тюлин С.Я.* О влиянии относительной освещенности и нанорельефа на урожайность черники и клюквы // Раст. ресурсы. 1970. Т. 7. Вып. 4. С.541—549. — *Шумейкер Дж.Ш.* Культура ягодных растений и винограда. М.: ИЛ, 1958. 562 с. — *Franklin H.J.* Cranberry growing in Massachusetts // Massachusetts agricult. exp. stat. 1948. Bul. N 447. P. 1—43. — *Hall I.V., Nickerson N.L.* The biological flora of Canada. 7. *Oxycoccus macrocarpus* (Ait.) Pers. Large cranberry // Canad. field-natur. 1986. Vol. 100. N 1. P. 89—104. — *Liebster G.* Cranberry — Die kulturpreiselbeere. München, 1972. 524 S. — *Papke A.M., Eaton G.W., Bowen P.A.* Airborn pollen above a cranberry bog // Hort. Sci. 1980. Vol. 15. N 6. P. 756. — *Van der Kloet S.P.* The Taxonomy of *Vaccinium* and *Oxycoccus* // Rhodora. 1983. Vol. 85. N 841. P. 1—43. — *Zandonella P.* Transport du pollen par les agents physiques: anémogamie et hydrogamie // Pollinisation et production végét. Red. Pesson, Louveaux. Paris: NNRA, 1984. P. 91—95.

Институт леса АН Беларуси
Гомель

Получено 16 III 1992

УДК 582.26(282.25)

Ю.В. Науменко

ВИДОВОЙ СОСТАВ ЗОЛОТИСТЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*CHRYSOPHYTA*) РЕКИ ОБИ

Yu.V. NAUMENKO. THE SPECIES COMPOSITION OF THE GOLDEN ALGAE (*CHRYSOPHYTA*) OF THE OB RIVER

В результате изучения водорослей фитопланктона р. Оби приводится 37 видовых и внутривидовых таксонов золотистых водорослей. Рассматривается распространение *Chrysophyta* по всей реке. Ряд видов указывается впервые для р. Оби и Западной Сибири.

Специального изучения золотистых водорослей р. Оби практически не проводилось, что объясняется труднодоступностью реки. Отдельные сведения о представителях *Chrysophyta* в планктоне Оби можно найти во многих работах (Якубова, 1961; Куксн, 1961; Киселев, 1970; Солоневская, 1972; Семенова, Алексюк, 1983),[1] в том числе в обобщающей статье по альгофлоре Оби (Куксн и др., 1972) и в работе М.С. Куксн (1965), которой удалось выявить 6 видов нанопланктонных хризомонад в планктоне Верхней Оби и Новосибирского водохранилища.

В настоящей статье анализируется состав золотистых водорослей планктона Оби. Материалом для работы послужили сборы автора, проводимые у г. Колпашево ежедекадно со второй декады июня 1985 г. по вторую декаду июня 1989 г., и многолетние наблюдения у с. Белогорье с 1979 по 1982 г. Кроме того, были использованы данные, полученные в результате маршрутных рейсов по реке от г. Новосибирска до г. Салехарда в летне-осеннее время (1979—1982 и 1985—1989 гг.). Пробы фитопланктона отбирали в русле Оби из поверхностного горизонта воды на 20 гидробиологических разрезах. В работе принята система О.В. Матвiенко (1965).

Для русла рек, по литературным данным, было известно 17 видов, относящихся к 3 семействам и 6 родам. Ведущее место занимали роды *Dinobryon* Ehr. (8 видов) и *Pseudokephyrion* Pasch. (3 вида).

Нами в фитопланктоне Верхней, Средней и Нижней Оби обнаружено 27 видов хризомонад, относящихся к 5 семействам и 10 родам. Наиболее многочисленными являются роды *Dinobryon* (14 видовых и внутривидовых таксонов), *Kephyrion* Pasch. и *Pseudokephyrion* Pasch. (по 5 таксонов). Из определенных нами организмов 19 таксонов ранее в реке не указывались.

Таким образом, в настоящее время, по литературным и оригинальным данным, в фитопланктоне Оби стало известно 37 видов и разновидностей золотистых водорослей (см. таблицу), относящихся к 10 родам, 5 семействам. Порядок *Chromulinales* представлен 11 видами, среди которых преобладают виды сем. *Euchromulinaceae* и род *Kephyrion*. Из этого рода наиболее часто в реке встречались *Kephyrion rubri-claustri*[2] и *K. spirale*. 2 вида из сем. *Mallomonadaceae* были встречены только однажды. Порядок *Ochromonadales* включает в себя 26 видовых и внутривидовых таксонов. Таксономическое богатство порядка составляют главным образом представители сем. *Lepochromonadaceae*, особо выделяется род *Dinobryon* (15 таксонов рангом ниже рода). В заметном количестве в весенний и осенний периоды года вегетируют *Dinobryon divergens, D. bavaricum, D. sertularia, D. sociale, D. suecicum*.

Впервые для водоемов России и сопредельных территорий указывается *Kephyrion densatum* (Водоросли..., 1971, 1983). Вид встречался в среднем течении Оби в районе г. Сургута при температуре воды 10.2°,[3] прозрачности 40 см и pH 7.20.

4 вида выявлены впервые для альгофлоры Западной Сибири.

---

[1] В списке литературы приведены работы только тех авторов, которые в своих исследованиях отмечали хризомонады; всего же было проанализировано свыше 60 литературных источников.

[2] Авторы видов водорослей приведены в таблице.

[3] Здесь и далее температура дана в °C.

Видовой состав золотистых водорослей фитопланктона р. Оби

Вид	Верхняя Обь	Новосибирское водохранилище	Средня Обь	Нижняя Обь	Обская губа
Chrisococcus rufescens Klebs	—	+	+	—	—
Stenokalyx laticollis Conr.	—	—	+	—	—
S.monilifera Schmid	—	+	—	—	—
S.inconstans Schmid	—	+	—	—	—
Kephyrion boreale Skuja	—	—	+	+	—
K.densatum (Schmid) Bourr.	—	—	+	—	—
K.mosquense Gus.	—	—	+	—	—
K.rubri-claustri Conr.	+	+	+	—	+
K.spirale (Lack.) Conr.	—	+	+	+	—
Mallomonas coronata Boloch.	—	—	—	+	—
M.denticulata Matv.	—	—	+	—	—
Uroglena proxima Korsch. et Matv.	—	—	+	+	—
Synochromonas pallida Korsch.	—	—	—	+	—
Uroglenopsis americana (Calk.) Lemm.	—	—	+	—	—
Dinobryon bavaricum Imh.	—	—	+	+	+
D.borgei Lemm.	—	—	+	+	—
D.cylindricum Imh. var. *cylindricum*	—	—	+	+	+
D.cylindricum var. *palustre* Lemm.	—	—	+	+	—
D.divergens Imh. var. *divergens*	+	+	+	+	+
D.divergens var. *angulatum* (Sel.) Brunnth.	—	—	+	+	—
D.divergens var. *schauinslandii* (Lemm.) Brunnth.	—	—	+	—	—
D.elegans Korschik.	—	—	—	—	+
D.sertularia Ehr.	—	+	+	+	—
D.sociale Ehr. var.*sociale*	—	+	+	+	+
D.sociale var. *stipitatum* (Stein) Lemm.	—	—	+	—	—
D.spirale Iwn.	—	—	+	+	+
D.suecicum Lemm. var. *suecicum*	—	—	+	+	+
D.suecicum var. *longispinum* Lemm.	—	—	+	+	+
D.utriculus (Ehr.) Klebs	—	—	+	—	—
Pseudokephyrion entzii Conr.	+	+	+	—	+
P.latum (Schiller) Schmid	—	—	+	—	—
P.minutissimum Conr.	—	+	—	—	+
P.poculum Conr.	—	—	+	—	—
P.schilleri Conr.	—	+	+	—	—
P.undulatum (Klebs) Pasch.	—	—	+	+	—
Synura sphagnicola Korsch.	—	—	+	—	—
S.uvella Ehr. emend. Korsch.	+	+	+	+	—

Mallomonas coronata отмечен единично в планктоне у с. Белогорье в середине июня 1985 г. при температуре воды 16.2°, прозрачности 35 см и pH 6.77. По литературным данным, вид довольно часто встречался на территории бывшего СССР: в Волге, в Ладожском оз., в прудах Латвии, в Братском водохранилище и т.д.

Mallomonas denticulata найден в Средней Оби в районе г. Нижневартовска в середине июня 1985 г. при температуре воды 16.0°, прозрачности 30 см и pH 7.60. Ранее вид находили в водоемах в окр. г. Харькова (Матвиенко, 1941, 1950, 1952), в Каховском водохранилище (Каховське..., 1964), в р. Шексне и на Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища (Кузьмин, 1966; Кузьмин, Елизарова, 1967).

Uroglena proxima выявлен в среднем течении Оби в июне и сентябре 1980 г. при температуре воды 15.1—16.5°, прозрачности 45—70 см и pH 7.17—7.70. Из литературы известно, что вид вегетировал в водоемах в районе г. Харькова (Коршіков, Матвієнко, 1941; Матвиенко, 1950, 1952).

Synura sphagnicola зарегистрирован в конце июня 1988 г. в районе г. Сургута при температуре воды 14.8°, прозрачности 45 см и pH 6.79. В СССР этот вид находили в болотах Украины (Матвиенко, 1938, 1941, 1950, 1952).

3 указанных далее вида были встречены впервые в Оби.

Synochromonas pallida зарегистрирован в середине августа 1985 г. в районе г. Салехарда при температуре воды 16.4°, прозрачности 60 см и pH 7.02. Ранее в пределах

Западной Сибири вид находили только в осоковом болоте Новосибирской обл. (Сафонова, 1980).

Uroglenopsis americana встречен в середине августа 1987 г. в районе г. Сургута при температуре воды 18.2°, прозрачности 50 см и pH 7.17. По литературным данным, в Западной Сибири этот вид был найден в озерах в окр. Телецкого оз. (Воронихин, 1933), в лужах в районе с. Питляр и г. Салехарда (Сафонова, 1964) и в заболоченных березовых колках Новосибирской обл. (Сафонова, 1980).

Dinobryon utriculus отмечен в середине июля 1988 г. в районе городов Александровское и Нижневартовска при температуре воды 22°, прозрачности 40 см и pH 7.17. В Западной Сибири вид был выявлен в озерках у оз. Кургальджин (Скворцов, 1917), в оз. Джайлюколь в Горном Алтае (Skvortzow, 1931), в притоке Иртыша — Оше (Андреев и др., 1963) и в пруду в Томской обл. (Сафонова, 1977).

По течению реки видовой состав *Chrysophyta* распределяется неравномерно.

В районе Верхней Оби выявлено всего 4 вида золотистых водорослей (см. таблицу). Высокие скорости течения, большая мутность воды и щелочная среда неблагоприятны для развития этих видов.

В Новосибирском водохранилище обнаружено 12 видов. Здесь, так же как и в Верхней Оби, развитие *Chrysophyta* ограничено слабощелочной реакцией воды.

В Среднюю Обь впадает наибольшее количество притоков, которые несут свои воды с заболоченных территорий; вода здесь имеет pH 6.79—7.40, богата железом и гуминовыми кислотами. Это создает благоприятные условия для вегетации хризомонад. Здесь отмечено наибольшее число представителей данного отдела — 31 видовой и внутривидовой таксон. Наибольшего разнообразия золотистые водоросли достигали на створах у городов Нижневартовска и Сургута.

В фитопланктоне Нижней Оби выявлено 18 видов, разновидностей и форм золотистых водорослей. Сравнительно небольшое число обнаруженных здесь видов можно объяснить недостаточной степенью изученности района, поскольку условия для вегетации хризомонад на этом участке реки достаточно благоприятны: кислая реакция воды, высокое содержание железа и гуминовых кислот.

В Обской губе обнаружено 11 видов и разновидностей золотистых водорослей. Практически все виды найдены в южной и средней частях губы. В северной части губы, которая находится под воздействием приливно-отливных течений Карского моря и имеет соленость воды 15.4—15.8‰, они отсутствуют.

Общим для всех участков реки оказался только один вид — *Dinobryon divergens*. Наибольшее сходство выявлено при сопоставлении видового состава хризомонад Средней и Нижней Оби (коэффициент Серенсена равен 65%), что обусловлено близкими физико-химическими условиями данных участков.

Сезонные наблюдения показали, что золотистые водоросли появляются, как правило, в первой декаде мая при температуре 1.2—3.9°, однако в 1986—1987 гг. их отмечали подо льдом во второй и третьей декадах апреля. Максимум численности приходится на июнь, а исчезновение их из планктона наблюдается в первой декаде октября при температуре 7.3—9.4° (в 1988 г. хризомонады исчезли во второй декаде октября при 6.1°). Наибольшего видового разнообразия *Chrysophyta* достигали в средние по водности годы — 1986 и 1987.

Сравнение видового состава золотистых водорослей фитопланктона 4 сибирских рек показало, что в Иртыше известно 9 таксонов рангом ниже рода (Андреев и др., 1963; Валеева, 1975; Науменко, 1985; и др.), в Енисее — 19 (Березовский, 1925; Усачев, 1928; Грезе, 1957; Левадная, Чайковская, 1975; Чайковская, 1975; и др.) и в Лене — 2 (Бенинг, 1942; Комаренко, 1956; Васильева, Ризванова, 1976; и др.). Видовой состав Оби выглядит несколько богаче, что объясняется высокими скоростями течения остальных рек и недостаточной их изученностью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев Г.П., Горячева Г.И., Скабичевский А.П. и др. Водоросли реки Иртыш и его бассейна // Природа поймы реки Оби и ее хозяйственное освоение. Томск: Изд-во ТГУ, 1963. С. 69—103. — *Бенинг А.Л.* О планктоне реки Лены // Изв. Биолого-географ. НИИ при Восточно-Сибирском гос. ун-те. Иркутск: Иркутск. обл. изд-во, 1942. Т. IX. С. 217—230. — *Березовский А.И.* Гидробиологические исследования р. Енисея // Тр. Сиб. ихтиол. лаб. 1925. Т. 2. Вып. 2. С. 3—24. — *Валеева Э.И.* Флора планктонных водорослей нижнего течения Иртыша: Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1975. — *Васильева И.И., Ризванова Р.Г.* Водоросли дельты реки Лены // Биологические проблемы Севера. Бюл. науч.-тех. информации (БНТИ). Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1976. С. 8—9. — *Водоросли.* Сводный указатель к отечественным библиографиям по водорослям за 1737—1960 гг. Л.: Изд-во БАН, 1971. 623 с. — *Водоросли.* Указатель к «Библиографии советской литературы по водорослям 1961—1970». Л.: Изд-во БАН, 1983. 580 с. — *Воронихин Н.Н.* Фитопланктон (excl. *Bacillariophyta*) горных озер в окрестностях озера Телецкого // Исследования озер СССР. 1933. Вып. 3. С. 97—105. — *Грезе В.Н.* Кормовые ресурсы рыб реки Енисея и их использование // Изв. ВНИОРХ. 1957. Т. 41. С. 3—234. — *Каховське* водоймище. Київ: Наукова думка, 1964. 304 с. — *Киселев И.А.* О флоре водорослей Обской губы с приложениєм некоторых данных о водорослях Нижней Оби и Иртыша // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1970. Ч. 1 (3). С. 41—54. — *Комаренко Л.Е.* Характеристика флоры водорослей и зоопланктона водоемов бассейна среднего течения р. Лены // Тр. Ин-та биологии ЯФ АН СССР. 1956. Вып. 2. С. 145—212. — *Коршiков О.А., Матвiенко О.М.* Про два нові види *Uroglena* Ehr. // Уч. зап. Харьк. держ. ун-ту. 1941. Кн. 22. С. 5—17. — *Кузьмин Г.В.* Фитопланктон озера Белого и реки Шексны // Гидробиол. журн. 1966. Т. 2. № 5. С. 73—76. — *Кузьмин Г.В., Елизарова В.А.* Фитопланктон Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища в 1963—1965 гг. // Тр. Ин-та биол. внутр. вод. 1967. Вып. 15. С. 104—133. — *Кукcн М.С.* Распространение и сезонное развитие фитопланктона в Новосибирском водохранилище в первые годы его заполнения (1957—1958 гг.) // Матер. по изучению природы Новосибирского водохранилища. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1961. Вып. 7. С. 51—62. — *Кукcн М.С.* Некоторые редкие виды водорослей, встреченные в планктоне р. Оби и Новосибирского водохранилища // Водоросли и грибы Западной Сибири. Новосибирск: РИО СО АН СССР, 1965. Ч. 2. С. 57—61. — *Кукcн М.С., Левадная Г.Д., Попова Т.Г., Сафонова Т.А.* Водоросли Оби и ее поймы // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1972. Ч. 2 (4). С. 3—44. — *Левадная Г.Д., Чайковская Т.С.* Список водорослей реки Енисей (на участке Абакан—Дивногорск) и Красноярского водохранилища // Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск: Наука, 1975. С. 113—132. — *Матвiєнко О.М.* Матеріали до вивчення водоростей УРСР. 1. Водорості Клюквеного болота // Уч. зап. Харьк. держ. ун-ту. 1938. № 14. С. 29—70. — *Матвiєнко О.М.* Водорості болот Харківськоі області // Уч. зап. Харьк. держ. ун-ту. 1941. Кн. 22. Т. 4. С. 19—39. — *Матвиенко А.М.* Водоросли Моховатого болота из окрестностей Харькова // Уч. зап. Харьк. гос. ун-та. 1950. Т. 32. С. 159—195. — *Матвиенко А.М.* Хризомонадовые окрестностей города Харькова // Бот. матер. Отд. спор. раст. БИН АН СССР. 1952. Т. 8. С. 16—33. — *Матвiєнко О.М.* Золотисті водорості — *Chrysophyta* // Визначник прісноводних водоростей Украiнськоi РСР. Київ: Наукова думка, 1965. Ч. 1 (III). С. 1—367. — *Науменко Ю.В.* Фитопланктон Оби, нижнего Иртыша и его изменения под воздействием антропогенных факторов: Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1985. 227 с. — *Сафонова Т.А.* Водоросли водоемов поймы нижнего течения р. Оби и прилегающих районов лесотундры // Водоросли и грибы Западной Сибири. Новосибирск: РИО СО АН СССР, 1964. Вып. 8. Ч. 1. С. 130—147. — *Сафонова Т.А.* Водоросли малых водоемов юго-восточного Васюганья // Природные комплексы низших растений Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. С. 86—105. — *Сафонова Т.А.* Водоросли болот Барабо-Кулундинской озерной области // Водоросли, грибы и лишайники юга Сибири. М.: Наука, 1980. С. 94—113. — *Семенова Л.А., Алексюк В.А.* Фитопланктон нижнего течения Оби // Биология и экология гидробионтов экосистемы нижней Оби. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. С. 32—42. — *Скворцов Б.В.* Материалы по флоре водорослей Азиатской России. V. Водоросли из Акмолинской области // Журн. Русск. бот. о-ва. 1917. Т. 2. № 3-4. С.120—125. — *Солоневская А.В.* Продуктивность фитопланктона южной части Обской губы и низовья Оби // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1972. Ч. 2 (4). С. 51—70. — *Усачев П.И.* Материалы к флоре

водорослей р. Енисей // Тр. Сиб. науч. рыбхоз. станции. 1928. Т. 3. Вып. 2. С. 3—84. — *Чайковская Т.С.* Фитопланктон реки Енисей и Красноярского водохранилища // Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск: Наука, 1975. С. 43—91. — *Якубова А.И.* Основные черты водорослевой растительности реки Оби в ее верхнем течении // Матер. по изучению природы Новосибирского водохранилища. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1961. Вып. 7. С. 65—79. — *Skvortzow B.V.* I. Akmolinsk; II. Altai lake; III. Amur river // Journ. Bot. 1931. Vol. 69. P. 33—71.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 15 VI 1992

УДК 582.893

М.Г. Пименов, М.В. Леонов

КОМПЬЮТЕРНАЯ БАЗА ДАННЫХ ПО НОМЕНКЛАТУРЕ РОДОВ *UMBELLIFERAE* МИРА

M.G. PIMENOV, M.V. LEONOV. THE COMPUTER DATABASE ON THE NOMENCLATURE OF THE *UMBELLIFERAE* GENERA OF THE WORLD

Описана созданная на ЭВМ типа IBM PC/XT таксономическая база данных по родам сем. *Umbelliferae*. В этой базе критически сведена синонимика родов зонтичных мира, приведены типификация и таксономическое положение, указаны распространение, число видов, главнейшая литература по каждому из 454 принятых родов. В базе данных реализована система аналитических запросов, позволяющих получать ответы на вопросы пользователей как чисто таксономического (список родов определенного вышестоящего таксона, список родов, описанных тем или иным автором, и некоторые другие), так и флористического (список родов интересующей специалиста территории, список родов, общих для двух территорий и т.д.) характера.

В настоящее время в связи с широким применением персональных компьютеров открываются новые возможности для развития ботанической информатики. Использование компьютеров для создания информационных систем и баз данных в систематике растений не менее важно и перспективно, чем их применение для вычислительных операций (нумерической фенетики и кладистики). Имеются описания некоторых существующих в мире таксономических и флористических информационных систем (Databases..., 1984; Bisby, 1984; Pankhurst, 1986, 1988; Пименов, 1987; Allkin, Bisby, 1988). В наших ботанических учреждениях, насколько можно судить по публикациям, пока не создано ни одной реально работающей таксономической базы данных по высшим растениям, а флористические информационные системы немногочисленны, да и то они, к сожалению, созданы преимущественно на базе уже устаревшей вычислительной техники (Лякавичус, Красаускас, 1977; М'якушко и др., 1981; Красноборов и др., 1986).

В представленной статье описана реально функционирующая специализированная база данных по номенклатуре родов зонтичных (*Umbelliferae*) мира, созданная в Ботаническом саду МГУ в сотрудничестве с факультетом вычислительной математики и кибернетики (ВМ и К) того же университета. По классификации F. Bisby (1984), эта база данных относится к числу монографических.

Как известно, в сем. *Umbelliferae* в силу некоторых особенностей его эволюции границы между таксонами, как правило, не устанавливаются однозначно по небольшому набору так называемых ведущих таксономических признаков. Пересмотр границ таксонов в этом семействе продолжает оставаться весьма обычным. Если изменение объема и границ триб и подтриб никак не отражается на принимаемых названиях видов, то пересмотр родовой принадлежности влечет за собой возрастание и так уже обширной синонимики, которая накопилась у многих видов, особенно европейских. Поэтому номенклатурные справки по родам *Umbelliferae* постоянно нужны всем, кто критически занимается таксонами этого семейства, в том числе и для создания регио-

нальных «флор». При этом важна типификация всех названий, как принятых, так и попадающих (иногда временно) в синонимику. Для флористов, флорогенетиков и ботанико-географов не менее важны сведения о распространении и числе видов. Оперативно найти эти и некоторые другие сведения о родах зонтичных мира в настоящее время весьма затруднительно, хотя, конечно, такая информация рассеяна в ботанической литературе — монографиях, критических статьях и заметках, и особенно в региональных флорах.

Для создания сводки по номенклатуре родов *Umbelliferae* мы считали целесообразным применить не традиционную для таксономии «бумажную технологию», а построение и использование компьютерной базы данных. В настоящее время она функционирует на базе ЭВМ типа IBM PC/XT Ботанического сада МГУ с жестким диском 40 Мб с помощью специально разработанной программы GNOM (Generis NOMenclator) на языке СУБД семейства dBase. В начале работы использовалась версия dBase II на бытовом компьютере Yamaha, затем dBase III Plus и, наконец, Foxbase.

Использование технологии компьютерных баз данных было особенно оправдано в этой работе, поскольку интерпретация многих родов *Umbelliferae* меняется в процессе их современных исследований и наши собственные взгляды на объем родов (а соответственно и на их видовой состав и географию) не остаются жестко фиксированными. Информационная система должна быть гибкой, т.е. отражать непрерывный прогресс мировой сциадографии, а наличие базы данных позволяет легко включать в нее новые сведения (названия вновь описываемых родов, изменения отношений синонимики, дополнительную литературу, уточнения ареалов и т. д.). В каждый момент база данных находится в актуальном состоянии. Следовательно, можно получать распечатки базы данных целиком или частично, а также ответы на аналитические запросы пользователей в полном соответствии с текущим состоянием знаний о родах зонтичных. Полная распечатка данных представляет собой номенклатурный справочник (номенклатор), всегда готовый для передачи в печать (прямо с записи на дискетах).

При наполнении базы данных мы использовали все доступные источники, включая, конечно, такие авторитетные издания, как Index Nominum Genericorum (ING) и дополнение к нему, два основных тома и все дополнения Index Kewensis, работы L. Pfeiffer (1873, 1874) и D. Mabberley (1987), монографии, региональные флоры и многочисленные специальные статьи. Некоторая информация была извлечена из работы M. Hiroe «Umbelliferae of World» (1979), но только после ее критической оценки, так как эта сводка содержит многочисленные ошибки (Пименов, 1985). Для большинства родов, которые описаны не в таких универсальных изданиях, как «Species Plantarum» Линнея, «Prodromus» Де Кандоля или «Genera Plantarum» Бентама и Гукера, мы стремились дать полные ссылки на те издания, где помещены протологи соответствующих родов. В этом и некоторых других аспектах неоценимое значение имела для нас работа в ботанических библиотеках Великобритании.

Для каждого действительно обнародованного рода (принятого или потом оказавшегося синонимом) вводилась следующая информация: название, автор(ы), год публикации, место публикации, типификация (если в этом отношении есть расхождения, то приводятся все виды, предлагавшиеся для лектотипификации, с соответствующими ссылками), отнесение к вышестоящему таксону (по единственной универсальной системе Друде, несмотря на все ее известные недостатки), распространение, число видов. Все эти данные составляют файл GENUS. Отдельно вводятся данные по синонимии: такой-то род принимается синонимом такого-то. Специальный файл синонимов, принятый во многих других таксономических базах, нами не создавался ради более эффективного использования памяти на жестком диске. Эта проблема решалась другими средствами. При назначении синонима в записях файла GENUS возникают специальные пометки: что представляет собой данное название, синоним это или нет. Одновременно модифицируется специальный индексный файл, который позволяет быстро находить все роды, являющиеся синонимами данного. Файл LIT

включает в себя важнейшие литературные источники по систематике родов зонтичных, а иногда и по смежным вопросам (например, морфологические работы, имеющие значение для систематики *Umbelliferae*. Данные в этот файл вводятся отдельно в почти обычной текстовой форме, хотя при этом выделяются поля: автор(ы), год публикации, текст названия, место публикации. Для связи литературных источников с названиями родов, о которых в данной публикации содержится значимая информация, использовался специальный файл перекрестных ссылок GENLIT. Это один из примеров, когда из-за сравнительной маломощности имевшейся в нашем распоряжении ПЭВМ приходилось прибегать к разнообразным дополнительным приемам, минимизирующим затраты памяти на жестком диске.

Если нужно получить распечатку базы данных либо ее части или вывести эту информацию на дисплей, то генерируется текстовый файл в форме, традиционной для номенклатурных сводок. В нем все названия родов упорядочиваются по алфавиту, для принятых названий даются автор, год публикации, место публикации, типификация, синонимы (также с этими же данными), отнесение к вышестоящему таксону, география, число видов, иногда примечания и, наконец, литература. Список синонимов генерируется для всех принятых названий каждый раз независимо, причем их названия упорядочиваются по алфавиту. Названия литературных источников также извлекаются заново с помощью уже упомянутого файла GENLIT перекрестных ссылок между файлами GENUS и LIT; в распечатке литературные источники располагаются в хронологическом порядке, что позволяет обозначить важнейшие вехи в развитии знаний о каждом роде. При отборе литературных источников, однако, проводилась довольно жесткая выбраковка; было невозможно, в частности, упомянуть многочисленные флористические источники, по которым уточнялись распространение и число видов. Общее число литературных источников в базе в настоящее время приближается к 1000. Для синонимов в соответствующем по алфавиту месте текста приводятся только их названия с автором(ами) и отнесение к принятому роду. Данные их протологов приводятся, как уже отмечено, в параграфе соответствующего принятого названия (рис. 1).

В базу внесены только названия, относящиеся к *Umbelliferae* в современном понимании объема семейства, т.е. включая *Hydrocotyloideae, Saniculoideae, Apioideae* и исключая *Araliaceae*; роды, описанные в *Umbelliferae*, но ныне принадлежащие к *Araliaceae*, исключены, но не наоборот.

В программе GNOM предусмотрено несколько функций для манипулирования данными базы. Часть функций главного меню обслуживает ввод данных, работу с синонимами, ввод литературы, просмотр номенклатора или его части (например, по одному роду), а также внесение исправлений и дополнений в файлы GENUS и LIT. Это функции, которыми пользуются только разработчики системы (или в перспективе — администратор базы данных). Другая часть функций обеспечивает потребности пользователей, позволяет получать ответы на запросы систематиков и флористов, в том числе и самих разработчиков базы. В этой части реализованы следующие возможности: получение списков родов (включая или не включая синонимы), описанных определенным автором (L., DC., Hoffm., Constance и т.д.), списков родов, относящихся к вышестоящему таксону (подсемейству, трибе, подтрибе по несколько модифицированной системе Друде), получение списков родов определенных территорий (в соответствии с принятым районированием). Можно выделить роды, для которых не установлены типы, можно подсчитать число видов для всего семейства или его подразделений. В принципе возможен поиск и по полю хронологии (дат действительного обнародования), что позволяет выделить роды, описанные в любой период развития систематики зонтичных — от Линнея до наших дней. По файлу LIT проводится поиск публикаций определенного автора независимо от того, является он первым или нет. На рис. 2, 3 показаны некоторые примеры распечаток ответов на запросы.

ABIOTON Rafin. = CAPNOPHYLLUM Gaertn.

ACANTHOPLEURA C.Koch = POLYLOPHIUM Boiss.

ACIPHYLLA J.R.Forst. et J.G.A.Forst. 1775, Char. Gen. Pl. 68.
LT.: A. squarrosa J.R.Forst. et J.G.A.Forst.
(ING; Hiroe, 1979)
Apioideae - Apieae - Foeniculinae
Syn: COXELLA Cheeseman et Hemsl. 1911, Kew Bull. Misc. Inform.: 188; 1911, Trans. Proc. New Zeal.Inst., 1910, 43 : 180. T. : C. dieffenbachii (F.Muell.) Cheeseman et Hemsl.
Australasia (New Zealand), Australia
40 sp.
Lit.: Oliver W.R.B. 1956. The genus Aciphylla. Trans. R. Soc. N. Zeal., 84, 1 : 1 - 18.

Dawson J.W. 1968. New Zealand Umbelliferae. A leaf comparison of Aciphylla and Anisotome. New Zeal. J. Bot., 6, 4 450 - 458.

Dawson J.W., Le Comte J.R. 1978. Research on Aciphylla - a progress report. Tuatara, 23, 2 : 49 - 67.

Dawson J.W., Webb C.J. 1978. Generic problems in australasian Apioideae (Umbelliferae). Ombelliferes. Contrib. pluridisc. Syst. Actes 2e Symp. Int. Perpignan, 1977 : 21 - 32.

Dawson J.W. 1979. Aciphylla montana Armstrong, A. lecomtei sp. nov. and related species. N.Z.J. Bot., 17 : 339 - 351.

ACROGLYPHE E.H.F.Mey. ex K.-Pol. = ANNESORHIZA Cham. et Schlecht.

ACRONEMA Falc. ex Edgew. 1846, Trans. Linn. Soc. London, 20 : 51 ("1851").
T. : A. tenerum (DC.) Falc. ex Edgew.
(Heliosciadium tenerum DC.) (ING)
Apioideae - Apieae
Asia (Central, S, E)
25 sp.
Lit.: Edgeworth M.P. 1846. Descriptions of some unpublished species of plants from North-Western India. Trans. Linn. Soc. London, 20, 1 : 23 - 91 ("1851").

Wolff H. 1927. Umbelliferae - Apioideae - Ammineae - Carinae, Ammineae novemjugatae et genuinae. Das Pflanzenreich, IV, 228 (Hf. 90) : 1 - 398.

Wolff H. 1929. Umbelliferae asiaticae novae relictae. II. Feddes Repert., 27 : 179 - 192.

Wolff H. 1930. Umbelliferae asiaticae novae relictae. III. Feddes Repert., 27 : 301 - 335.

Norman C. 1940. Notes on the Sino-Himalayan Umbelliferae. J. Bot. (London), 78, N 934 : 229 - 232.

Shan Ren-hwa 1940. Studies of Umbelliferae of China. III.(Apioideae: Ammineae-Carinae). Sinensia, 11, 1-2 : 137 - 174.

Babu C.R. 1973. Acronema johrianum Babu (Apiaceae): a new species from the Himalayas of Nepal. Brittonia, 25, 2 : 159 - 161.

Mukherjee P.K. 1982. Nomenclatural transfers in Indian Umbelliferae. Bull. Bot. Surv. India, 24, 1-4 : 42 - 45.

Farille M.A., Cauwet-Marc A.-M., Molla S.B. 1985. Apiaceae himalayenses. III. Candollea, 40, 2 : 509 - 562.

Liou Shou-lu 1990. New taxa of Umbelliferae from China. Acta Phytotaxon. Sin., 28, 2 : 145 - 152.

Рис. 1.

```
Укажите сокращение фамилии автора ==>Boiss.
Включать в список названия, ставшие синонимами? (1- да, Ø- нет) 1


Список родов семейства зонтичных, описанных   Boiss.

   1. AINSWORTHIA Boiss.
AMMIOPSIS Boiss. = DAUCUS L.
   2. APHANOPLEURA Boiss.
BALANSAEA Boiss. et Reut. = GEOCARYUM Cosson
BUTINIA Boiss. = CONOPODIUM Koch
   3. CHAETOSCIADIUM Boiss.
   4. CRENOSCIADIUM Boiss. et Heldr. ex Boiss.
CYCLOTAXIS Boiss. = SCANDIX L.
   5. DICYCLOPHORA Boiss.
   6. DIPLOTAENIA Boiss.
   7. DUCROSIA Boiss.
DURIEUA Boiss. et Reut. = DAUCUS L.
ELWENDIA Boiss. = BUNIUM L.
   8. HAUSSKNECHTIA Boiss.
HETEROTAENIA Boiss. = CONOPODIUM Koch
HUETIA Boiss. = GEOCARYUM Cosson
LERESCHIA Boiss. = CRYPTOTAENIA DC.
   9. LISAEA Boiss.
  1Ø. MARGOTIA Boiss.
MELIOCARPUS Boiss. = HEPTAPTERA Marg. et Reut.
  11. MICROSCIADIUM Boiss.
MURETIA Boiss. = ELAEOSTICTA Fenzl
  12. ORMOSCIADIUM Boiss.
  13. POLYLOPHIUM Boiss.
  14. PYRAMIDOPTERA Boiss.
REUTERA Boiss. = PIMPINELLA L.
  15. RHABDOSCIADIUM Boiss.
  16. SCLEROCHORTON Boiss.
  17. SMYRNIOPSIS Boiss.
  18. STENOTAENIA Boiss.
SYNELCOSCIADIUM Boiss. = TORDYLIUM L.
  19. THECOCARPUS Boiss.
  2Ø. TRIGONOSCIADIUM Boiss.
TURGENIOPSIS Boiss. = GLOCHIDOTHECA Fenzl
```

Рис. 2.

```
Включать в список названия, ставшие синонимами ? (1- да, Ø- нет) Ø

    Список всех родов, тип которых не указан

  1. AFROSISON H.Wolff
  2. BOLAX Commerson ex Jussieu
  3. CYNORHIZA Eckl. et Zeyh.
  4. NEOTURCZANINOWIA K.-Pol.
  5. SCHOENOLAENA Bunge
  6. SCIOTHAMNUS Endl.
  7. TURCZANINOWIELLA K.-Pol.
```

Рис. 3.

С самого начала мы понимали, что потенциальных пользователей больше всего будет интересовать получение информации в географическом разрезе. Мы убедились

в том, что это так, в процессе пробной демонстрации работы базы данных коллегам. Такая информация может быть прямо использована при составлении региональных «флор» и в природоохранных целях. Для получения ответов на такие запросы информация географического поля файла GENUS должна быть иерархически структурирована, что также обеспечивает большую быстроту поиска. Это не вызывает сомнений, однако вопрос заключается в том, как и до какой степени ее структурировать. Большинству пользователей хотелось бы, видимо, получить ответ по определенным административным территориям, в то время как биогеографы и флорогенетики, как и сами систематики, заинтересованы в анализе дифференциации родов по естественным ботанико-географическим регионам. Возникает известная дилемма. Существует несколько глобальных схем флористического районирования с подразделениями различной дробности; лучшей разработкой признанной во всем мире, является районирование А.Л. Тахтаджяна. В то же время весьма поучителен новейший опыт британских коллег S. Hollis, R. Brummitt, предложивших 4-уровневую географическую схему для учета распространения растений. Она выполнена в рамках Международной рабочей группы по таксономическим базам данных в ботанике и включает в себя 9 подразделений 1-го порядка (континентальный уровень), 52 подразделения 2-го порядка (региональный уровень), тогда как на 3-м и 4-м уровнях («ботанические страны») границы проведены строго по политическим рубежам (за немногими исключениями: например, Макронезия, принимаемая как особый регион Африки, далее подразделена по архипелагам). Соответственно и границы подразделений 2-го уровня совпадают с государственными границами. После долгих колебаний мы остановились на подобной, но более простой 2-уровневой схеме (континенты и их регионы), взяв за основу районирование, принятое в гербарии Кью (19 районов + культивируемые растения), однако для Европы сделана регионизация, для Азии внесены некоторые изменения, позволяющие подчеркнуть различия (хорошо проявляющиеся и в сем. *Umbelliferae*) между флорами Средней и Центральной Азии, а для Африки редуцирована дробность районирования в тропической части континента. Полученная схема не совсем удовлетворяет нас, как не во всем удачный компромисс между природным и политическим районированием. Мы отдаем себе отчет в том, что это паллиатив, и намерены далее работать над соответствующим полем базы данных. В перспективе в иерархию могут быть включены и более дробные географические единицы — страны и части стран. Пока же данные о распространении в конкретных странах введены только выборочно для родов, эндемичных для 1—2 стран; поиск по названию страны, естественно, не проводится.

Для реализации ответов на запросы флористического характера создан специальный файл GEOGNOM. Это позволяет быстро генерировать списки родов каждого из выделенных регионов (рис. 4). Наличие базы данных со структурированным географическим полем позволяет получить ответы на более сложные аналитические вопросы о специфике отдельных регионов мира по встречающимся в их флоре родам зонтичных. Кроме списков родов каждого из выделенных регионов, можно получить объединенные списки родов 2, 3 и более регионов, списки эндемичных родов, а также (что особенно популярно при ботанико-географическом анализе) списки родов, общих для любых 2 регионов.

В настоящее время (конец 1991 г.) в базе содержатся сведения о 1007 действительно обнародованных названиях родов *Umbelliferae*. Из них 454 относятся к принятым, остальные 553 — синонимы. Обращает на себя внимание первая из этих цифр, так как в различных флористических сводках, обзорах, монографиях и учебниках по систематике покрытосеменных фигурирует оценка родового разнообразия, примерно в 1.5 раза меньшая: из одной работы в другую переходит численность родов *Umbelliferae* — 300 (реже — 300—350). Конечно, в целом мы придерживались узкой концепции рода (что, в частности, позволяет полнее учесть видовое разнообразие), но этим можно объяснить лишь меньшую часть приращения числа известных родов. Остальное надо отнести за счет выявления новых родов, реальный учет численности

1.Список родов, встречающихся в регионе 2.9 As.(SE)

1 ANGELICA
2 APIUM
3 BUPLEURUM
4 CENTELLA
5 CNIDIUM
6 ERYNGIUM
7 FOENICULUM
8 HERACLEUM
9 HYDROCOTYLE
10 OENANTHE
11 OREOMYRRHIS
12 PIMPINELLA
13 PTERNOPETALUM
14 SANICULA
15 SESELI
16 TORILIS
17 TRACHYMENE
18 TRACHYSPERMUM

Рис. 4.

которых in corpore давно никем не проводился. Что касается оценки числа видов, то ее можно сделать по данным базы только приблизительно суммированием оценок видового разнообразия родов. Здесь больших сюрпризов нет. В литературе обычно видовое богатство *Umbelliferae* оценивается в 3000 видов, у нас учтено 3543—3656. Мы предполагаем, однако, что реальное число описанных и принимаемых в настоящее время видов может быть несколько большим, во-первых, за счет невольного занижения численности некоторых крупных родов, во-вторых, за счет потерь, которые могли возникнуть при дезинтеграции некоторых явно неестественных таксонов, да и по другим причинам. Более точные цифры видового разнообразия можно будет иметь только в результате полной инвентаризации видов зонтичных, что сделать на порядок сложнее, чем составить свод родов.

Крупнейшим по числу видов родом является *Eryngium* L. (230—250 видов), далее следуют *Ferula* L. (170), *Pimpinella* L. (150), *Bupleurum* L. (150), *Hydrocotyle* L. (130), *Seseli* L. (100—120), *Angelica* L. (110), *Lomatium* Rafin. (74), *Azorella* Lam. (70), *Heracleum* L. (65) и т.д. (в этот ряд мы не включаем *Peucedanum* s.l., численность видов которого 100—120, так как это явно не естественный род, а конгломерат плоскоплодных зонтичных с не до конца ясными отношениями между ними). На другом полюсе — монотипные роды. Их число 187, значительно большее, чем 2-видовых (77), 3-видовых (43) и 4-видовых (28) родов. В целом структура биоразнообразия в *Umbelliferae* может быть описана кривой, видимо, близкой к классической кривой Виллиса.

41 род и 481—482 вида принадлежат к подсем. *Hydrocotyloideae*, 10 родов и 305—329 видов — к *Saniculoideae*, 403 рода и 2755—2846 видов — к самому крупному подсем. *Apioideae*.

Следующие цифры характеризуют распределение родов *Umbelliferae* по континентам и их регионам (в скобках — число эндемичных родов).

Европа — 139 (29), в том числе северная — 29 (0), западная — 79 (1), центральная — 66 (0), юго-западная — 86 (3), южная — 92 (1), юго-восточная — 104 (6), восточная — 69 (1).

Азия — 265 (159), в том числе северная — 46 (0), Кавказ — 80 (5), юго-западная — 150 (32), Средняя — 101 (19), Центральная — 59 (0), южная — 64 (13), юго-восточная — 18 (0), восточная — 70 (18).

Африка — 126 (50), в том числе северо-западная — 34 (8), северная — 63 (1), северо-восточная — 30 (1), тропическая — 43 (8), Мадагаскар — 11 (2), южная — 49 (18).

Список родов, общих для регионов (пересечение) As.(E) и N.America

1 AEGOPODIUM
2 ANGELICA
3 ANTHRISCUS
4 APIUM
5 BUPLEURUM
6 CAUCALIS
7 CENTELLA
8 CHAEROPHYLLUM
9 CICUTA
10 CNIDIUM
11 CONIOSELINUM
12 CONIUM
13 CRYPTOTAENIA
14 ERYNGIUM
15 GLEHNIA
16 HERACLEUM
17 HYDROCOTYLE
18 LIGUSTICUM
19 OENANTHE
20 OREOMYRRHIS
21 OSMORHIZA
22 PASTINACA
23 PEUCEDANUM
24 PIMPINELLA
25 SANICULA
26 SESELI
27 SIUM
28 TILINGIA
29 TORILIS

Рис. 5.

Австралия — 36 (11), Австралазия — 20 (3), Океания — 13 (0).

Северная Америка — 92 (18), Центральная Америка — 26 (2), Южная Америка — 45 (18), в том числе ее западная тропическая часть — 23 (3), восточная тропическая — 7 (1), умеренная — 27 (10).

Антарктические острова — 2 (0).

Как указывалось выше, можно подсчитать число общих родов в любой паре регионов (например, северная Европа и внетропическая часть Южной Америки имеют только 5 общих родов: *Anthriscus, Daucus, Eryngium, Hydrocotyle* и *Sanicula*). Более реалистично сопоставление близких по положению регионов. Так, между юго-восточной Европой и юго-западной Азией сходство довольно велико — 67 общих родов из общего количества распространенных в обоих регионах — 187; между Кавказом и юго-западной Азией сходство еще выше — 67 из 163. В Средней и Южной Азии 30 общих родов (из 135), в южной Европе и северной Африке — 48 (из 107), в восточной Азии и Северной Америке — 28 (из 133) (рис. 5) и т.д.

Разработанное специально для составления номенклатора родов зонтичных программное обеспечение GNOM может быть без каких-либо изменений использовано для работы над родовой таксономической сводкой по любому семейству высших растений, с минимальной модификацией — для составления региональных родовых обзоров всей местной флоры. Аналогичное применение эта система может найти в области зоологической номенклатуры и фаунистики.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Красноборов И.М., Баранов В.С., Нигматулин Р.С. Автоматизированная информационно-поисковая система для флористических исследований (ИПС — Флора) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 6. С. 821—825. — *Лякавичус А.А., Красаускас А.-И. И.* Применение электронно-вычислительной техники в гербарии Института ботаники АН Литовской ССР // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 4. С. 523—527. *М'якушко Т.Я., Сіренко І.П., Глаголева Н.Г., Мельник С.К.* Інформаційно-пошукова система гербарної колекції типових зразків новоописів М.С. Турчанінова // Укр. бот. журн. 1981. Т. 38. № 4. С. 71—73. — *Пименов М.Г.* Зонтичные СССР в кривом зеркале монографии Хиро // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 4. С. 142—145. — *Пименов М.Г.* Математические методы и вычислительная техника в систематике высших растений // Итоги науки и техники [ВИНИТИ]. Сер. Ботаника. 1987. Т. 8 Вып. 2. С. 3—93. — *Allkin R., Bisby F.A.* The structure of monographic databases // Taxon. 1988. Vol. 37. N 3. P. 756—763. — *Bisby F.A.* Automated taxonomic information systems // Current concepts in plant taxonomy. Tne Systematic Association. Spec. Vol. № 25. London: Acad. Press, 1984. P. 301—322. — *Databases* in systematics. The systematics Association. Spec. Vol. 26. London: Acad. Press, 1984. 329 p. — *Hiroe M. Umbelliferae* of World. Tokyo, 1979. 2129 p. — *Mabberley D.J.* Plant-book. A portable dictionary of higher plants. Cambridge: Univ. Press, 1987. 706 p. — *Pankhurst R.J.* A package of computer programs for handling taxonomic databases // CABIOS. 1986. Vol. 2. N 1. P. 33—39. — *Pankhurst R. J.* Taxonomic biology as a database // Classification and related methods of data analysis. Proc. I Conf. Int. Fed. Cl. Soc. (IFCS). Amsterdam, 1988. P. 709—716. — *Pfeiffer L.* Nomenclator botanicus. Cassel, 1873. Bd 1. 1876 S.; 1874. Bd 2. 1698 S.

Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

Получено 3 II 1992

УДК 581.9(571.56)

© Бот. журн., 1992 г., т. 77 № 12

В.В. Петровский

О ФЛОРЕ РАЙОНА НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ЯНЫ (СЕВЕРНАЯ ЯКУТИЯ)

V.V. PETROVSKY. ON THE FLORA OF THE LOWER REACHES OF THE YANA RIVER (THE NORTHERN YAKUTIA)

Приведены систематизированный список растений и экологические характеристики видов сосудистых растений, населяющих территорию района нижнего течения р. Яны в окр. метеостанции Джангкы близ пос. Усть-Куйга. Рассматриваются особенности этой локальной флоры, в которой насчитывается не менее 260 видов растений.

Летом 1986 г. автору представилась возможность обследовать флору окр. метеостанции Джангкы, расположенной в 50 км к югу от пос. Усть-Куйга на берегу р. Яны, близ впадения в нее рек Джангкы (правый приток) и Кючюс (левый приток). В бассейнах этих двух притоков и были собраны основные флористические материалы. Территория локальной флоры охватывает пространства, непосредственно примыкающие к акватории р. Яны, и целиком находится в пределах лесного пояса. В то же время истоки р. Кючюс находятся близ водораздела хр. Кулар (высота 1000—1200 м над ур. м.), а истоки р. Джангкы — близ высшей точки Куйгинского кряжа (около 900 м над ур. м.), где лесная растительность отсутствует и господствуют тундровые ландшафты. На быстро зарастающем аллювии этих двух сравнительно небольших рек почти не сохраняются виды, заносимые из пределов тундрового пояса. Территория локальной флоры представляет собой полого увалистую равнину, где мозаично располагаются плоские участки древней поймы р. Яны и сильно сглаженные отроги горных гряд, составляющих окраинные зоны хр. Кулар на левобережье и Куйгинского кряжа на правобережье. Максимальные высотные отметки в районе исследований

не превышают 100 м. В ландшафте территории абсолютно преобладают лесные сообщества из *Larix cajanderi*[1] (листвяги). Безлесными остаются лишь переувлажненные низкие участки речных пойм и еще не восстановившиеся лесные гари. Необлесенные участки поймы большей частью заняты кустарниковыми тундрами с многочисленным видами ив (*Salix anadyrensis, S. glauca, S. hastata, S. pulchra, S. myrtilloides*), березкой (*Betula exilis*) и эрикоидными кустарничками (*Ledum decumbens, Chamaedaphne calyculata, Vaccinium uliginosum* и др.). Наиболее сырые места в поймах занимают травяные сообщества, где локально доминируют разные виды осоковых (*Eriophorum polystachyon, Carex stans, C. chordorrchiza, C. limosa* и др.). В прирусловой части р. Яны нередко встречаются песчаные гривы и галечные косы с варьирующим набором видов. Наиболее характерными растениями этих экотопов являются *Arctopoapetrovskyi* и *Astragalus pedunculiflorus*. Характерной особенностью ландшафта является наличие крутых береговых склонов, в большинстве случаев остающихся необлесенными и в силу этого занятых разнообразными типами травяных сообществ. Особый интерес представляют склоны южных экспозиций, где сохранились целый ряд флористических раритетов и своеобразные группировки растений, включающие в себя множество бореально-степных видов. Наиболее однообразен и беден набор видов на плоских водораздельных пространствах и примыкающих к ним пологих склонах, где в условиях умеренного увлажнения обычно преобладают листвяги с кустарниковым ярусом из *Betula exilis, Salix pulchra, Ledum decumbens*. О распределении видов растений по экотопам можно судить по приведенным далее характеристикам.

Cystopteris dickieana R. Br. — нередко, у сырых скал, на каменных россыпях в листвягах.

Dryopteris fragrans (L.) Schott. — нечасто, на каменистых склонах и в россыпях камней.

Gymnocarpium continentale (V. Petr.) Pojark. — редко, в листвягах на южных склонах.

Equisetum arvense L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm. — обычно, обильно на аллювиях, зарастающих гарях, вдоль водотоков.

E. fluviatile L. — нечасто, по берегам озерков.

E. scirpoides Michx. — нередко, на безлесных склонах южных румбов.

Selaginella sibirica (Milde) Hieron — нередко, на сухих южных склонах и на гарях.

Larix cajanderi Mayr — обычно, основной лесообразующий вид.

Pinus pumila (Pall.) Regel — редко, в листвягах на гребнях и сухих террасах.

Juniperus sibirica Burgsd. — очень редко, на скалах и каменистых склонах южных румбов.

Ephedra monosperma C.A. Mey. — нечасто, на южных склонах и каменистых обнажениях берегов.

Sparganium hyperboreum Laest. — редко, в воде озерков.

Triglochin maritimum L. — очень редко, в сырых депрессиях на террасах, у озер.

Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. — в сухих листвягах, на каменистых склонах и осыпях.

Alopecurus alpinus Smith — нередко, на аллювиях, в травостоях на низких террасах.

Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal. — обычно, доминирует на зарастающих гарях, на песчаных гривах древней поймы, по берегам, в сухих листвягах.

A. latifolia (R. Br.) Griseb. — нередко, в сырых депрессиях поймы.

Agrostis anadyrensis Socz. — очень редко, на аллювиях.

A. stolonifera L. — очень редко, на аллювиях р. Яны.

Calamagrostis holmii Lange — обычно, в листвягах, в сырых депрессиях, на аллювиях.

---

[1]Названия видов приводятся по сводке С.К.Черепанова (1981) и «Арктической флоре СССР» (1960—1987). Подвидовые названия даны только для нетипических рас.

C. langsdorffii (Link.) Trin. — нечасто, на древних пойменных террасах, в долинах ручьев.

C. lapponica (Wahlb.) Hartm. — нечасто, на теплых склонах, в сухих листвягах.

C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., C.A. Mey. et Scherb. — нередко, на перегибах террас, на зарастающих гарях, по берегам водоемов.

C. purpurascens R. Br. — нередко, на сухих южных склонах, среди камней.

C. purpurea (Trin.) Trin. — нечасто, по берегам ручьев, на зарастающих гарях.

Deschampsia sukatschewii (Popl.) Roshev. — обычно, обильно на аллювиях рек.

Trisetum molle Kunth. — редко, у оснований склонов, на речных террасах.

Poa alpigena (Blitt) Lindm. — обычно, на аллювиях.

P. arctica R. Br. — обычно, в сырых депрессиях, у водотоков, на аллювиях.

P. glauca Vahl. — обычно, от пойм до вершин увалов. Местная популяция вида очень полиморфна.

P. palustris L. — очень редко, на речных террасах.

P. pratensis L. — обычно, на аллювиях, речных террасах, у водоемов.

P. stepposa (Kryl.) Roshev. — нечасто, на южных склонах, на скалах береговых обнажений.

Arctopoa petrovskyi Prob. — нечасто, на аллювиях высокой поймы. Этот вид представляет собой изолированную и заметно дифференцированную расу южносибирского *Poa subfastigiata* Trin.

Arctophila fulva (Trin.) Anderss. — нередко, в воде озерков, на сырых аллювиях.

Puccinellia hauptiana (V. Krecz.) Kitag. — обычно, на аллювиях р. Яны.

Festuca auriculata Drob. — нечасто, на береговых обнажениях, осыпях.

F. brachyphylla Schult. et Schult. f. — обычно, в листвягах, на безлесных склонах, осыпях.

F. kolymensis Drob. — обычно, обильно на крутых южных склонах.

F. rubra L. — обычно, обильно на пойменных аллювиях.

Bromus pumpellianus Scribn. — обычно, от пойм до вершин, на дренированных местообитаниях. Обилен на южных склонах и на песчаных дюнах.

Roegneria borealis (Turcz.) Nevski — нередко, на аллювиях и у подножий береговых обрывов.

R. confusa (Roshev.) Nevski — нечасто, на аллювиях рек.

R. jacutensis (Drob.) Nevski — редко, на аллювиях рек.

R. macroura (Turcz.) Nevski — обычно, обильно в поймах, у подножий береговых обрывов.

R. subfibrosa Tzvel. — нередко, на аллювиях и террасах поймы.

R. transbaicalensis Nevski — обычно, на аллювиях рек.

Elytrigia villosa (Drob.) Tzvel. — очень редко, на крутых южных склонах.

Critesion jubatum (L.) Nevski — нередко, на аллювиях, у жилья.

Eriophorum brachyantherum Trautv. et C.A. Mey. — редко, в сырых депрессиях на террасах.

E. gracile Koch — редко, в сырых депрессиях у водоемов.

E. polystachyon L. — обычно, в депрессиях на склонах и террасах, у водоемов.

E. russeolum Fries — редко, в депрессиях, у водоемов.

E. scheuchzeri Hoppe — нечасто, в депрессиях, вдоль дорог, на сырых аллювиях.

E. vaginatum L. — нечасто, в депрессиях на водоразделах, местами доминирует.

Carex bonanzensis Britt. — очень редко, в сырых депрессиях.

C. chordorrhiza Ehrh. — обычно, обильно в сырых депрессиях пойм.

C. duriuscula C.A. Mey. — редко, на перегибах южных склонов и террасах, на аллювиях р. Яны.

C. limosa L. — нередко, в сырых депрессиях, у водоемов.

C. maritima Gunn. — нечасто, на аллювиях р. Яны.

C. obtusata Liljebl. — нечасто, на сухих склонах.

C. pediformis C.A. Mey. — нечасто, но иногда обильно на южных склонах.

C. rariflora (Wahlb.) Smith — редко, на сырых террасах р. Яны.
C. rigidioides (Gorodk.) V. Krecz. — очень редко, на зарастающих гарях.
C. saxatilis L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela — нечасто, на аллювиях, у водоемов.
C. spaniocarpa Steud. — редко, на южных склонах.
C. stans Drej. — нередко, в сырых депрессиях.
C. rostrata Stokes — редко, по берегам озерков, стариц.
C. vaginata Tausch — обычно, в листвягах, у водотоков.
C. vesicata Meinsh. — редко, в сырых депрессиях пойм.
C. williamsii Britt. — очень редко, в депрессиях у подножий склонов.
C. wiluica Meinsh. — редко, на пойменных террасах.
Juncus albescens (Lange) Fern. — очень редко, у водотоков, у подножий северных склонов.
J. brachyspathus Maxim. — нередко, на аллювиях р. Яны.
J. arcticus Willd. — нечасто, на аллювиях.
J. leucochlamys Zing. s.l. — нечасто, на аллювиях, у водотоков.
Luzula multiflora (Retz.) Lej. subsp. *sibirica* V. Krecz. — нередко, на гарях, у водотоков, на аллювиях.
L. nivalis (Laest.) Spreng. — редко, в сырых депрессиях, у водотоков.
L. rufescens Fisch. — редко, у водотоков, в листвягах.
Veratrum oxysepalum Turcz. — редко, в рединах на высоких древних террасах.
Allium schoenoprasum L. — обычно, обильно на аллювиях р. Яны.
A. strictum Schrad. — нередко, на южных склонах.
Corallorhiza trifida Chat. — очень редко, в листвяге на склоне северной экспозиции.
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts. — нередко, образует рощи в долине р. Кючюс.
Salix alaxensis Covil. — нередко, в листвягах, на береговых склонах, в поймах.
S. anadyrensis Flod. — нередко, на древних террасах и склонах.
S. bebbiana Sarg. — обычно, на южных склонах, в сухих листвягах, на зарастающих гарях.
S. boganidensis Trautv. — обычно, на аллювиях и береговых склонах.
S. dasyclados Wimm. — нередко, на аллювиях.
S. fuscescens Anderss. — нечасто, в сырых депрессиях.
S. glauca L. — обычно, обильно в листвягах, в поймах, на сухих склонах и обрывах.
S. hastata L. — обычно, почти повсеместно — от пойм до вершин.
S. myrtilloides L. — нередко, в листвягах, в депрессиях на террасах рек.
S. pseudopentandra (Flod.) Flod. — нередко, на древних речных террасах.
S. pulchra Cham. — обычно, обильно, от пойм до вершин, кроме сухих склонов.
S. pyrolifolia Ledeb. — нередко, на крутых береговых склонах в листвягах.
S. saxatilis Turcz. — обычно, в сухих листвягах, на гарях, в тундрах поймы, на аллювиях.
S. schwerinii E. Wolf. — обычно, на аллювиях.
S. udensis Trautv. et C.A. Mey. — нередко, на аллювиях.
Betula exilis Sukacz. — обычно, широко, от пойм до вершин.
Alnus fruticosa Rupr. — обычно, почти повсеместно — от пойм до вершин.
Urtica angustifolia Fisch. — редко, в листвягах на склонах.
Rumex arcticus Trautv. — очень редко, в сырых депрессиях пойм.
R. protractus Rech. f. — очень редко, на аллювии р. Яны.
R. sibiricus Hult. — редко, на аллювии р. Яны.
Polygonum laxmannii Lepech. — редко, на осыпных склонах.
P. tripterocarpum A. Gray — обычно, широко, от пойм до вершин.
P. viviparum L. — нередко, в травяных группировках пойм, у водотоков, на аллювиях.
Chenopodium karoi (Murr.) Aellen — нередко, на аллювиях, у жилья.

Stellaria ciliatosepala Trautv. — обычно, от пойм до вершин.
S. crassifolia Ehrh. — нередко, в сырых депрессиях, на аллювиях.
S. dahurica Willd. — редко, на аллювиях.
S. jacutica Schischk. — редко, на каменистых южных склонах.
S. peduncularis Bunge — нередко, на гарях, в сухих листвягах и в травяных сообществах на южных склонах.
Cerastium jenisejense Hult. — нечасто, по берегам рек и ручьев.
C. maximum L. — нередко, на южных склонах, песчаных дюнах, по краям речных террас.
Sagina intermedia Fenzl — нечасто, на аллювиях.
Minuartia stricta (Sw.) Hiern. — очень редко, в сырых депрессиях у подножия северного склона.
M. verna (L.) Hiern. — нечасто, на щебнистых склонах и террасах, в сухих листвягах, на аллювиях.
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl — нечасто, в листвягах, на береговых обрывах, у водотоков.
Silene repens Patr. — обычно, обильно на береговых откосах, на остепненных склонах.
Lychnis sibirica L. subsp. *samojedorum* Sambuk — обычно, на южных склонах.
Gastrolychnis angustiflora Rupr. subsp. *tenella* (Tolm.) Tolm. et Kozhan. — обычно, на береговых откосах, у водотоков.
Caltha palustris L. — редко, в сырых депрессиях, у водотоков.
Delphinium middendorffii Trautv. — нечасто, на склонах, береговых откосах, у скал, в желобах стока.
Anemone ochotensis Fisch. ex G. Pritz. — обычно, на береговых откосах, у оснований склонов, на дюнах и гривах пойм.
A. sibirica L. — нечасто, в сухих листвягах и на пустошах северных склонов.
Pulsatilla dahurica (Fisch. ex DC.) Spreng. — нечасто, на аллювиях.
P. flavescens (Zucc.) Juz. — обычно, на южных склонах, осыпях, у скал, в сухих листвягах.
Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch. — редко, в воде озерков.
Ranunculus gmelinii DC. — редко, в озерах и на сыром аллювии.
R. lapponicus L. — нечасто, в сырых листвягах.
R. reptans L. — очень редко, на аллювиях.
R. sceleratus L. — редко, на аллювии р. Яны.
Thalictrum foetidum L. — обычно, на южных склонах, на скалах, осыпях.
Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh. — очень редко, на каменистых склонах.
P. stubendorfii Tolm. — нередко, на щебнистых склонах.
Corydalis sibirica Pers. — редко, на береговых склонах, в полосе высоких паводков.
Descurainia sophia (L.) Webb. — нередко, на аллювии р. Яны.
D. sophioides (Fisch.) O.E. Schulz — нередко, на аллювиях, у жилья.
Erysimum cheiranthoides L. — нечасто, на южных склонах.
E. hieracifolium L. — нечасто, на береговых откосах, склонах.
E. pallasii (Pursh) Fern. — редко, на осыпных склонах.
Barbarea orthoceras Ledeb. — редко, на аллювиях, у водотоков.
Rorippa palustris (L.) Bess. — очень редко, на аллювиях.
Cardamine pratensis L. — редко, в сырых местах.
Arabis hirsuta Scop. — редко, на южных склонах.
A. umbrosa Turcz. — редко, на аллювиях.
Isatis jacutensis N. Busch — редко, на южных склонах.
Armoracia sisymbrioides (DC.) Cajand. — очень редко, на аллювии.
Alyssum obovatum (C.A. Mey.) Turcz. — нечасто, на южных склонах, местами обильно.
Draba cinerea Adams — нечасто, на южных склонах.

D. hirta L. — нечасто, на береговых откосах, у водотоков.
D. nemorosa L. — очень редко, в поймах.
Brassica campestris L. — очень редко, у жилья.
Sedum purpureum (L.) Schult. — редко, на южных склонах.
Rhodiola rosea L. — редко, на каменистых склонах.
Saxifraga bronchialis L. — редко, на щебнистых южных склонах в бассейне р. Кючюс.
S. cernua L. — редко, в сырых депрессиях, на аллювиях.
S. hirculus L. — очень редко, на террасах р. Яны.
S. hieracifolia Waldst. — редко, на зарастающих гарях, в листвягах.
S. nelsoniana D. Don — обычно, в листвягах и кустарниках.
S. nivalis L. — очень редко, на каменистых склонах.
S. radiata Small — нередко, местами обильно на гарях, в колеях.
S. spinulosa Adams — обычно, в сухих листвягах, на южных склонах.
Chrysosplenium alternifolium L. subsp. *sibiricum* Hult. — нередко, на гарях, у водотоков.
Parnassia palustris L. — редко, у водотоков, в поймах.
Ribes triste Pall. — обычно, на береговых откосах, в листвягах, у водотоков.
Rubus arcticus L. — нередко, на береговых откосах, в листвягах.
R. chamaemorus L. — нередко, в сырых депрессиях.
R. sachalinensis Lévl. — нечасто, на южных склонах.
Comarum palustre L. — обычно, в сырых депрессиях.
Potentilla arenosa (Turcz.) Juz. — обычно, на южных склонах и сухих террасах.
P. anserina L. — очень редко, на аллювии р. Яны.
P. hyparctica Malte — очень редко, на береговых откосах.
P. inquinans Turcz. — нечасто, на каменистых склонах.
P. stipularis L. — редко, на склонах и на пойменных террасах.
Dryas grandis Juz. — очень редко, на осыпях северных склонов.
D. punctata Juz. — нечасто, в сухих листвягах на коренных берегах рек Кючюс и Джангкы.
Rosa acicularis Lindl. — обычно, на склонах и береговых откосах, в листвягах и зарослях кустарников.
Astragalus alpinus L. — нередко, в поймах, на южных склонах.
A. frigidus (L.) A. Gray — редко, в поймах рек.
A. norvegicus Web. — нередко, на береговых откосах и террасах пойм.
A. penduliflorus Lam. — редко, на песчаных аллювиях р. Яны.
A. schelichowii Turcz. — очень редко, на аллювиях.
A. tugarinovii Basil. — очень редко, в нижней части южного склона.
Oxytropis adamsiana (Trautv.) Jurtz. subsp. *janensis* Jurtz. — очень редко, на пойменных террасах р. Кючюс.
O. deflexa (Pall.) DC. — обычно, на береговых откосах и склонах.
O. leucantha (Pall.) Bunge subsp. *subarctica* Jurtz. — нередко, в листвягах и на южных склонах.
Hedysarum dasycarpum Turcz. — нередко, на южных склонах.
H. hedysaroides (L.) Schinz et Tell. s. l. — нередко, в поймах и на древних террасах.
Vicia macrantha Turcz. — нередко, на южных склонах.
Lathyrus pilosus Cham. — нередко, на береговых откосах, аллювиях.
Euphorbia discolor Ledeb. — нередко, на южных склонах.
Empetrum subholarcticum V. Vassil. — обычно, в листвягах.
Viola biflora L. — очень редко, у водотоков в бассейне р. Джангкы.
Epilobium davuricum Fisch. ex Hornem. — нередко, на аллювиях, у водотоков.
E. palustre L. — нечасто, возле озерков и в сырых депрессиях.
Chamerion angustifolium (L.) Holub — широко, на гарях, береговых откосах.
Ch. latifolium (L.) Holub — нередко, на галечниках, каменистых склонах.

Hippuris vulgaris L. — нечасто, в воде озерков.
Cnidium cnidiifolium (Turcz.) Schischk. — нередко, на южных склонах, на дюнах в пойме.
Angelica decurrens (Ledeb.) B. Fedtsch. — очень редко, на аллювиях и береговых откосах.
Phlojodicarpus villosus (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Ledeb. — часто, на щебнистых и южных склонах.
Cicuta virosa L. — очень редко, возле озерков в пойме.
Pyrola rotundifolia L. s. l. — обычно, в листвягах и среди пойменных кустарников.
Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz. — нередко, в листвягах и на песчаных дюнах.
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud. — обычно, обильно в листвягах и кустарниковых тундрах.
Cassiope tetragona (L.) D. Don — очень редко, у подножий северных склонов.
Andromeda polifolia L. — редко, в сырых депрессиях.
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench — обычно, в сырых листвягах и депрессиях.
Arctous alpina (L.) Niedenzu — обычно, в сухих листвягах и на зарастающих гарях.
A. erythrocarpa Small — редко, у подножий склонов, в полосах стока.
Vaccinium uliginosum L. — обычно, местами обильно, в листвягах и кустарниковых тундрах.
V. vitis-idaea L. s. l. — обычно, в листвягах, на гарях и в тундрах разных типов.
Androsace septentrionalis L. — нередко, на сухих склонах и песчаных гривах, на аллювиях.
Gentiana barbata Froel. — очень редко, на береговых откосах, пойменных террасах.
G. tenella Rottb. — нечасто, на террасах и береговых откосах.
Menyanthes trifoliata L. — нечасто, в озерках поймы.
Polemonium boreale Adams — нередко, на береговых откосах, в листвягах, кустарниках и разнотравных сообществах на южных склонах.
Phlox sibirica L. — редко, на южных склонах.
Eritrichium sericeum (Lehm.) DC. — редко, на южных склонах.
Thymus oxyodontus Klok. — обычно, на южных склонах.
Linaria acutiloba Fisch. ex Reichenb. — редко, на береговых откосах.
Veronica incana L. — редко, на южных склонах, местами обильно.
Castilleja pallida L. — обычно, на береговых откосах и южных склонах.
C. rubra (Drob.) Rebr. — нечасто, на южных склонах.
Pedicularis lapponica L. — нередко, в листвягах и тундрах.
P. labradorica Wirsing. — очень редко, в листвягах и кустарниковых тундрах.
P. sceptrum-carolinum L. — очень редко, в пойменных кустарниках и листвягах.
P. sudetica Willd. subsp. *gymnostachya* (Trautv.) Jurtz. et Petrovsky — нередко, в сырых депрессиях, у водотоков, на береговых откосах.
Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. — редко, паразитирует на *Alnus fruticosa*.
Pinguicula villosa L. — очень редко, в сырых листвягах.
Utricularia intermedia Hayne — редко, в озерках поймы.
Galium densiflorum Ledeb. — нечасто, на южных склонах.
Linnaea borealis L. — нечасто, в листвягах на склонах.
Adoxa moschatellina L. — обычно, у скал, водотоков, на береговых откосах, в листвягах.
Valeriana capitata Pall. — обычно, широко, от пойм до вершин.
Campanula langsdorffiana Fisch. ex Trautv. et C.A. Mey. — нередко, на южных склонах.
Aster sibiricus L. — обычно, на аллювиях и береговых откосах.
Erigeron acris L. — редко, на аллювиях.
Ptarmica salicifolia (Bess.) Serg. — редко, на аллювиях.
Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Rip. — обычно, на аллювиях и береговых откосах.

Artemisia dracunculus L. — нередко, на южных склонах.

A. gmelinii Web. subsp. *scheludjakoviae* Korobk. — нередко, на южных склонах, местами обильно.

A. leucophylla (Bess.) Turcz. ex Clarke — редко, на аллювиях.

A. subarctica Krasch. — обычно, широко, от пойм до вершин.

A. tilesii Ledeb. — нечасто, на береговых откосах, аллювиях, у дорог.

Petasites frigidus (L.) Fries — обычно, в листвягах, тундрах, на аллювиях.

Arnica iljinii (Maguire) Iljin — нередко, на южных склонах и береговых откосах.

Senecio congestus (R. Br.) DC. — редко, на аллювиях, гарях, у дорог.

S. jacobaea L. — редко, на южных склонах.

Serratula marginata Tausch. — очень редко, на южных склонах вместе с *Elytrigia villosa.*

Saussurea alpina (L.) DC. — редко, в поймах, на береговых откосах.

Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC. — нечасто, на склонах, береговых откосах, аллювиях.

T. macilentum Dahlst. — нечасто, на береговых откосах, аллювиях.

T. stepanovae Worosch. — редко, в затененных влажных местах на щебнистых склонах.

Lactuca sibirica (L.) Benth. ex Maxim. — обычно, на аллювиях и береговых откосах.

Crepis nana Richards. — редко, на щебнистых склонах, осыпях.

Предварительный анализ состава флоры (см. таблицу) свидетельствует о несомненном преобладании в ней бореальных и арктобореальных видов, составляющих более половины всей флоры (56.9%). Вместе с тем почти треть флоры (30.4%) составляют виды гипоарктической фракции. Столь высокий процент гипоарктических видов характерен для северотаежной подзоны на северо-востоке Азии. 32 вида, относящихся к арктической фракции, иллюстрируют весьма скромную роль арктического элемента в сложении локальной флоры. Если учесть чрезвычайно низкую встречаемость большинства этих видов в районе, то становится очевидным бореальный характер локальной флоры. Благодаря континентальному климату во флоре отмечается большое количество бореально-степных видов (более 10%), среди которых следует особо отметить такие специфические, как *Ephedra monosperma, Elytrigia villosa, Euphorbia discolor, Veronica incana, Serratula marginata.* Многие бореально-степные виды, по-видимому, имеют здесь северный предел своего распространения. Кроме перечисленных 5 бореально-степных видов, в районах, расположенных севернее, неизвестны также такие виды, как *Isatis jacutensis, Armoracia sisymbrioides, Potentilla inquinans, Astragalus penduliflorus, Salix dasyclados* и др.

Многие бореальные виды являются ценозообразователями или доминируют в растительных сообществах района. Среди этих видов прежде всего следует отметить *Larix cajanderi, Calamagrostis neglecta, Poa pratensis, Eriophorum polystachyon, Carex chordorrhiza, Chosenia arbutifolia, Salix bebbiana, S. schwerinii.*

В растительном покрове района, как уже говорилось, очень значительна роль видов гипоарктической фракции. Среди доминантов такие виды, как *Arctagrostis arundinacea, Salix alaxensis, S. boganidensis, S. glauca, S. pulchra, S. saxatilis, Polygonum tripterocarpum, Ledum decumbens, Vaccinium uliginosum, V. vitis-idaea, Artemisia subarctica.*

Среди видов гипоарктической фракции привлекают внимание таксоны, придающие своеобразие местной флоре: *Festuca kolymensis, Roegneria subfibrosa, Carex rigidioides, Stellaria jacutica, Anemone ochotensis, Pulsatilla dahurica, Vicia macrantha, Thymus oxyodontus, Taraxacum stepanovae.* Все эти виды по происхождению и распространению являются восточносибирскими. Перечисленные выше таксоны вместе с большой серией бореальных восточносибирских видов являются характерной особенностью этой локальной флоры. Именно восточносибирские виды, составляющие около 18% всей флоры, образуют ее специфическое ядро. Своеобразие местной фло-

Распределение видов локальной флоры по географическим группам

Долготные группы	Фракции: бореальная		Фракции: гипоарктическая		Фракции: арктическая		Всего видов	
	широтные группы						абсолютное число	% от всей флоры
	бореальная	арктобореальная	гипоарктомонтанная	гипоарктическая	арктоальпийская	метаарктическая		
Циркумполярная	27	23	18	5	13	7	93	35.8
Восточносибирская	27	4	5	10	—	—	46	17.7
Евразийская	16	6	5	1	—	—	28	10.8
Евразийско-западноамериканская	—	8	5	2	3	1	19	7.3
Восточносибирско-западноамериканская	1	5	2	8	1	1	18	6.9
Сибирская	7	3	3	2	—	1	16	6.1
Сибирско-американская	3	4	3	3	1	1	15	5.8
Сибирско-западноамериканская	3	5	1	2	1	2	14	5.4
Восточносибирско-американская	3	3	2	2	1	—	11	4.2
Всего видов								
Абсолютное число	87	61	44	35	20	13	260	100.0
% от всей флоры	33.4	23.5	16.9	13.5	7.7	5.0		100.0

ры заключается в том, что в ней присутствуют эндемики и субэндемики Якутского региона, среди которых следует отметить *Arctopoa petrovskyi, Elytrigia villosa, Stellaria jacutica, Papaver stubendorfii, Isatis jacutensis, Artemisia subarctica, Oxytropis leucantha* subsp. *subarctica, O. adamsiana* subsp. *janensis*. Два последних таксона вместе с *Arctopoa petrovskyi* являются узкоэндемичными: их ареалы не выходят за пределы северной Якутии. По-видимому, *Arctopoa petrovskyi* можно считать эндемиком бассейна р. Яны, и нахождение его во флоре окр. метеостанции Джангкы оказывается существенным отличительным признаком местной флоры.

Думается, что исследованная флора может быть отнесена к категории флор бореальных северотаежных континентальных равнинных.

Устанавливая статус изученной локальной флоры по отношению к определенным типам региональных флор, следует прежде всего отметить ее несомненную принадлежность к флорам восточносибирским, а в более узком смысле — к якутским. Несмотря на относительную близость горных поднятий Верхоянского хр., во флоре почти нет видов, специфичных для этой горной системы. По-видимому, здесь сказывается достаточно монотонный, слабо расчлененный рельеф местности. Тем не менее наличие во флоре характерного набора видов, свойственного таежным территориям в бассейне среднего и нижнего течения р. Яны, позволяет отнести данную локальную флору к группе янских флор. Кроме присутствия узкоэндемичных таксонов, подобных *Oxytropis adamsiana* subsp. *janensis*, эта группа характеризуется заметным числом бореально-степных видов, более обычных в центральноякутском регионе: *Ephedra monosperma, Elytrigia villosa, Pulsatilla flavescens, Astragalus penduliflorus, Artemisia gmelinii, Serratula marginata* и др.

В системе подразделений Бореальной флористической области, предложенной Б.А. Юрцевым (1974), территория исследованной флоры относится к Орулгано-Момской подпровинции Верхоянской провинции и находится в ее северной части. Естественно, что флора окр. метеостанции Джангкы может характеризовать лишь небольшую часть обширной территории подпровинции и, возможно, относится к числу локальных флор, заметно уступающих по своему богатству аналогичным флорам из других районов подпровинции. Тем не менее в результате инвентаризации этой локальной флоры был собран материал, который может быть использован как исходный флористический репер при последующих ботанических исследованиях на севере Якутии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Л.: Наука, 1960—1987. Т. 1—10. — *Юрцев Б.А.* Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 160 с. — *Черепанов С.К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 9 VI 1992

УДК 581.9(571.56)

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 12

Т.М. Заславская

О ФЛОРЕ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ БАССЕЙНА ВЕРХНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ЯНЫ (СЕВЕРНАЯ ЯКУТИЯ)

T.M. ZASLAVSKAYA. ON THE FLORA OF VASCULAR PLANTS OF THE BASIN OF THE YANA RIVER UP-STREAM (THE NORTHERN YAKUTIA)

Приведен аннотированный список видов сосудистых растений, отмеченных автором в окр. пос. Батагай, расположенного в верхнем течении р. Яны. Указаны основные типы местообитаний каждого вида (а иногда и растительных сообществ) и частота встречаемости его на территории флоры. В изученной флоре насчитывается 249 видов, относящихся к 51 семейству и 135 родам. Краткий таксономический и географический анализ флоры позволил определить ее как своеобразный среднеянский вариант восточносибирских бореальных флор.

В августе 1986 г. автором была обследована территория площадью около 250 км^2 в окр. пос. Батагай — административного центра Верхоянского района Якутии, расположенного в пределах Янского плоскогорья в верхнем течении р. Яны. Территория представляет собой приподнятую холмисто-увалистую равнину, примыкающую по левому берегу реки к предгорьям восточных отрогов Верхоянского хр. Большая часть ее покрыта молодыми редколесьями и редкостойными лесами из *Larix cajanderi*, выросшими на местах гарей и вырубок в последние полвека. Среди редколесий преобладают умеренно сухие и сухие толокнянково- и бруснично-шикшевые лиственничники с подлеском из ив и берез, с разреженным покровом из ксероморфных трав. Лес поднимается до вершины горы Кергелях (612 м над ур.м.) — самой высокой точки исследуемой территории. Небольшие площади занимают умеренно влажные кустарничково-моховые лиственничники с примесью кустарниковых и древесных берез. Безлесные ландшафты занимают менее 1/4 изученной территории. Наиболее своеобразны степные и лугостепные сообщества на крутых южных склонах и бровках речных террас и холмов; здесь преобладают разнотравно-злаковые (типчаковые, мятликовые, овсецовые) и разнотравные (полынные с *Artemisia bargusinensis, A. laciniatiformis*) сообщества, реже встречаются камнеломковые (*Saxifraga spinulosa*) и разнотравно-осочковые (с *Carex duriuscula*). Суходольные луга редки, встречаются лишь на современных вырубках и у заброшенных жилищ. Пойменные луга иногда занимают довольно большие площади и активно используются местным населением под сенокосы. Русло р. Яны в этом районе меандрирует, разбивается на несколько крупных проток, образует озера-старицы и многочисленные небольшие пересыхающие глубоковрезанные протоки. В долине реки лиственничные леса размещаются лишь на приподнятых песчаных гривах надпоймы, на остальной части поймы чередуются ивовые рощи, обильные заросли кустарников и луга. Болотные травяные сообщества довольно редки, занимают сырые депрессии вокруг озер и у глухих проток-стариц. Более подробно растительность Янского бассейна описана в работах В.Н. Андреева с соавт. (1975) и И.П. Щербакова (1973).

Характер изученной флоры в основном определяется значительным преобладанием лесных сообществ, однако виды, не связанные с лесными формациями, составля-

ют довольно значительную часть флоры, что хорошо иллюстрируется приведенными далее данными об экологической приуроченности каждого вида. В списке семейства расположены по системе Энглера, а роды и виды — в алфавитном порядке. Названия видов приведены в соответствии со сводкой С.К. Черепанова (1981), «Определителем высших растений Якутии» (1974) и «Арктической флорой СССР» (1987).

В работе учтены также материалы В.В. Петровского (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН), любезно предоставившего их автору.

Equisetum arvense L. — в пойменных лесах, кустарниках, лугах, вдоль водотоков, в сырых и умеренно сухих условиях на равнине. Обычно.

E. fluviatile L. — по берегам водоемов, в сырых депрессиях в долине реки. Нечасто.

E. pratense L. — в травяно-кустарниковых сообществах в нижних частях бортов речной долины, в парковых лиственничниках на равнине. Нечасто.

E. scirpoides Michx. — по берегам водотоков, на склонах северных румбов, у подножий горных склонов. Нечасто.

Larix cajanderi Mayr — доминант редколесий и редкостойных лесов от днищ речных долин до вершин невысоких гор и холмов. Очень обычно.

Pinus pumila (Pall.) Regel — формирует подлесок в редколесьях на склонах и террасах гор, иногда очень обилен. Редко.

Sparganium minimum Wallr. — на мелководье в протоках реки и озерках. Редко.

Potamogeton alpinus Balb. subsp. *tenuifolius* (Raf.) Hult. — в глубоких протоках реки. Очень редко.

P. compressus L. (= *P. zosterifolius* Schum.) — в глубоких протоках реки. Редко.

P. friesii Rupr. — в глубоких протоках реки, на мелководье озерков-стариц. Нечасто.

P. perfoliatus L. — в глубоких озерах и протоках реки. Редко.

Triglochin palustre L. — в луговинах на сырых песчаных террасах речки, возле озерков. Очень редко.

Agrostis anadyrensis Socz. — на пойменных террасах речек, по обочинам дорог. Редко.

A. clavata Trin. — в луговинах, на старых колеях дорог на равнине. Редко.

A. stolonifera L. — на глинистых отмелых берегах и по сырым краям озерков. Редко.

Alopecurus aequalis Sobol. — на глинистых наносах в пойме реки. Очень редко.

A. glaucus Less. — в луговых ценозах в пойме реки, у водотоков на склонах и террасах, в ложбинах на равнине. Нечасто.

Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal. — в пойменных лугах, зарослях кустарников, в низинах среди редколесий на равнине. Обычно.

Arctophila fulva (Trin.) Anderss. — по берегам озерков, в протоках реки, в сырых низинах на пойменных террасах реки. Часто.

Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern. — у дорог, по берегам водоемов, на сырых пойменных террасах. Нередко.

Bromus korotkiji Drob. (=*B.ircutensis* Kom.) — в сухих лугах, лугостепях, среди зарослей ив в пойме реки. Редко.

B.pumpellianus Scribn. — почти повсеместно в умеренно сухих и сухих условиях. Обилен в степных сообществах на склонах речной долины. Обычно.

Calamagrostis holmii Lange — в умеренно сухих и сырых условиях в ложбинах стока, на речных склонах и террасах. Обычно.

C.langsdorffii (Link.) Trin. — в пойменных лугах и кустарниках. Нередко.

C.lapponica (Wahlenb.) C.Hartm. — на сухих склонах. Редко.

C.neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. — в луговых сообществах в пойме реки, в низинах на равнине, на северных склонах холмов. Нечасто.

C.purpurascens R.Br. — на сухих степных склонах и бровках террас речной долины, иногда в сухих лиственничниках на равнине. Нечасто.

C.purpurea (Trin.) Trin. — на пойменных террасах, у водоемов. Нередко.

Deschampsia sukatschewii (Popl.) Roshev. — на песчаном аллювии реки. Редко.

Elytrigia villosa (Drob.) Tzvel. (=*Agropyron karawaewii* P.Smirn.) — образует небольшие участки лугостепей в верхних частях южных склонов речной долины. Нередко.

Festuca brachyphylla Schult. et Schult.f. — на пойменных террасах, в сухих лиственничниках на равнине, у водотоков. Нечасто.

F.kolymensis Drob. — на сухих песчаных склонах речной долины. Иногда доминирует, образуя степные сообщества. Обычно.

F.lenensis Drob. — на сухих склонах речной долины, в степных сообществах. Часто и местами обильно.

Glyceria triflora (Korsh.) Kitag. — на мелководье озер-стариц. Нечасто.

Helictotrichon dahuricum (Kom.) Kitag. — в сухих лугах на песчаных террасах речек, на степных склонах сопок. Редко, но иногда очень обильно.

H.schellianum (Hack.) Kitag. — в лугостепных сообществах на склонах в долине реки. Редко.

Hierochloë odorata (L.) Beauv. — в лугах на речных террасах, у подножий горных склонов. Нередко.

Hordeum jubatum L. — обильно в поселке, на вырубках, гарях, у дорог. Обычно.

Poa alpigena (Blytt) Lindm. — в сырых злаково-пушицевых лугах у подножия бортов речных долин. Редко.

P.filiculmis Roshev. — на сухих песчаных участках конусов выноса распадков, ручьев, на бортах речной долины. Очень редко.

P.botryoides (Trin. ex Griseb.) Kom. — в сухих лугах на речных террасах, на склонах гор и холмов, в сухих лиственничниках на равнине; иногда доминирует на южных склонах бортов речной долины. Обычно.

P.pratensis L. — в пойменных лесах, лугах, зарослях кустарников, на склонах северных румбов. Обычно.

P.sibirica Roshev. — в пойменных лугах. Нередко.

P.stepposa (Kryl.) Rochev. — на сухих степных склонах гор и холмов, в луговых степях на береговых склонах. Нередко.

Puccinellia borealis Swall. — по берегам озер, в сухих лугах на речных террасах. Редко, но местами обильно.

P.hauptiana V.Krecz. — сорное в поселках. Обычно.

P.tenuiflora (Griseb.) Scribn. et Merr. — на глинистых берегах озера-старицы, на пойменных террасах рек, в сухих лугах у подножия бортов речной долины. Нередко.

Roegneria confusa (Roshev.) Nevski — на речных аллювиях. Редко.

R.scandica Nevski — на степных песчаных склонах. Редко.

R.subfibrosa Tzvel. — на глинистых берегах озерков-стариц и днищах пересыхающих проток реки, на обочинах дорог в долине реки. Нечасто.

Trisetum molle Kunth — на пойменных террасах рек, на песчаных участках в редколесьях на равнине. Нередко.

T.sibiricum Rupr. — в луговинах на склонах бортов речной долины, на речных террасах. Редко, но иногда очень обильно.

Eriophorum polystachyon L. — в сырых низинах в долине реки, в ложбинах стока, по берегам озерков. Обычно.

E.russeolum Fries — в сырых колеях старых дорог, в ложбинах стока, сырых низинах в пойме реки. Обычно.

E.vaginatum L. — в сырых низинах на речных террасах и в редколесьях на равнине. Нечасто.

Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult. — на сырых глинистых берегах стариц, в колеях дорог в пойме реки. Очень редко.

Carex angarae Steud. — в пойменных кустарниках и лугах. Очень редко.

C.appendiculata (Trautv. et Mey.) Kük. — в сырых низинах в долине реки, по краям водоемов. Редко.

C.chordorrhiza Ehrh. — в сырых низинах в ложбинах стока, у подножия горных склонов. Редко.

C.duriuscula C.A.Mey. — на сухих степных склонах гор. Нередко, местами очень обильно.

C.lithophila Turcz. — на сухих песчаных участках береговых склонов и речных террас, реже во влажных и сырых лугах в долине реки. Нередко.

C.fuscidula V.Krecz. ex Egor. — в ложбинах стока, сырых низинах на речных террасах, у озерков. Нечасто.

C.melanocarpa Cham. ex Trautv. — в сухих лиственничниках на равнине, на сухих береговых склонах. Нередко.

C.obtusata Liljebl — в сухих редколесьях на равнине, на сухих степных склонах, иногда очень обильно. Часто.

C.pediformis C.A.Mey. — на сухих степных склонах гор и бортах речной долины. Часто.

C.rigidioides Gorodk. — в лиственничниках на зарастающих старых гарях. Очень редко.

C. rostrata Stokes — по берегам глубоких проток и водоемов. Нередко.

C. saxatilis L. — в сырых низинах в пойме реки, у водоемов. Редко.

C. stans Drej. — вокруг озерков, в сырых низинах в пойме реки, в ложбинах стока на горных и береговых склонах. Обычно.

C. vaginata Tausch — в кустарничково-моховых лиственничниках на равнине, в зарослях пойменных кустарников. Нередко.

C. vesicata Meinsh. — по краям глубоких озерков и проток, в сырых мочажинах в пойме реки. Нечасто.

C. wiluica Meinsh (=*C. juncella* (Fries) Th. Fries) — в сырых низинах в поймах рек и ручьев, у озерков. Редко.

Lemna minor L. — в воде проток-стариц в долине реки. Очень редко.

Juncus arcticus Willd. — в ложбинах стока, на аллювиях реки. Очень редко.

J. bufonius L. — на глинистых наносах по берегам озер, стариц-проток. Часто.

J. leucochlamys Zing. s. l. — в сырых западинах, ложбинах стока, иногда возле старых дорог. Нечасто.

Luzula multiflora (Retz.) Lej. s. l. — у водотоков, в ложбинах стока, на старых гарях, на обочинах дорог на равнине и в долинах рек. Часто.

L. rufescens Fisch. ex E. Mey. — в сырых низинах, в старых колеях дорог на равнине, на речных террасах. Очень редко.

Allium strictum Schrad. — на сухих остепненных береговых склонах. Нечасто.

Corallorhiza trifida Chatel. — встречен однажды в зарослях ив в пойме реки.

Populus tremula L. — образует небольшие рощицы в верхних частях склонов и на бровках бортов речных долин. Редко.

Salix anadyrensis Flod. — в пойменных кустарниках, на береговых склонах. Нередко.

S. bebbiana Sarg. — обильно в лиственничниках на равнине и склонах гор, на старых гарях, вырубках, реже в пойменных зарослях. Обычно.

S. boganidensis Trautv. — обильно в пойменных сообществах, реже в лиственничниках на береговых склонах, в ложбинах стока. Обычно.

S. brachypoda (Trautv. et Mey.) Kom. — в сухих лиственничниках на равнине, на старых гарях, в нижних частях горных склонов. Часто.

S. dasyclados Wimm. — в зарослях пойменных кустарников, на старых гарях на равнине. Редко.

S. glauca L. — в зарослях пойменных кустарников, на старых гарях на равнине, у водотоков. Часто.

S. hastata L. — среди пойменных кустарников, в ложбинах стока, у водоемов. Часто.

S. myrtilloides L. — в сырых лиственничниках и низинах в пойме реки, у водоемов. Редко.

S. pseudopentandra (B. Floder.) B. Floder. — среди пойменных зарослей. Нечасто.

S. pulchra Cham. s. str. — повсеместно — от пойм рек до вершин гор. Обычно.

S. pyrolifolia Ledeb. — на старых гарях и вырубках на равнине, среди пойменных кустарников. Нечасто.

S. schwerinii E. Wolf. — среди пойменных зарослей, в редколесьях на равнине. Редко.

S. udensis Trautv. et Mey. — в пойменных сообществах. Нередко.

Betula exilis Sukacz. — в сырых и умеренно сухих условиях в редколесьях на равнине и в долине реки, иногда образует кустарниковые заросли. Обычно.

B. exilis × *middendorffii* — на береговых склонах в умеренно влажных и сырых условиях. Нередко.

B. fruticosa Rupr. — в лиственничниках на равнине. Нередко.

B. middendorffii Trautv. et Mey. — на береговых склонах, в редколесьях на равнине в умеренно влажных и сырых условиях. Нередко.

B. middendorffii × *B. platyphylla* — в сухих кустарничковых лиственничниках на равнине. Нередко.

B.platyphylla Sukacz. — в верхних частях горных склонов и на бровках бортов речных долин. Редко.

Alnus fruticosa Rupr. — среди пойменных зарослей, на береговых склонах, реже в редколесьях на равнине в сырых и умеренно влажных условиях. Обычно.

Polygonum amphibium L. — на мелководье и на глинистых берегах озерков, проток, у дорог, сорное в поселках. Встречаются водная и наземная формы. Нечасто.

P.heterophyllum Lindm. — у дорог, жилищ, иногда очень обильно. Нечасто.

P.humifusum Merk ex C.Koch — на песчаных наносах в поймах рек, в поселках, у дорог. Нередко.

P.tripterocarpum A.Gray. — в луговинах среди лиственничников на равнине, в пойменных лугах. Редко.

P.viviparum L. — в луговинах среди редколесий на равнине. Редко.

Rumex protractus Rech. fil. — у водоемов, в лугах в долине реки. Редко.

R.sibiricus Hult. — на песчаных и глинистых наносах, в лугах на пойменных террасах. Часто.

Atriplex hastata L. — сорное в поселках, на речных наносах. Редко.

Chenopodium album L. — сорное в поселках, иногда очень обилен. Редко.

Ch.karoi (Murr) Aellen — у жилищ, на речном аллювии. Нередко.

Corispermum sibiricum Iljin — на песчаных сухих участках по бровкам бортов речной долины, на песчаных холмах. Часто.

Arenaria capillaris Poir. — на сухих степных склонах гор. Нередко.

Cerastium maximum L. — в лугах на речных террасах, на береговых склонах. Часто.

Dianthus repens Willd. — обильно на сухих степных береговых склонах, в сухих лиственничниках на речных террасах. Обычно.

Gastrolychnis angustiflora Rupr. subsp. *tenella* (Tolm.) Tolm. et Kozhanczikov — в лугах на речных террасах, среди зарослей пойменных кустарников. Редко.

Lychnis sibirica L. subsp. *samojedorum* Sambuk — обильно на сухих степных горных и береговых склонах. Часто.

Minuartia verna (L.) Hiern. — на сухих степных береговых склонах, на сухих речных террасах. Нередко.

Moehringia lateriflora (L.) Fenzl. — в зарослях пойменных кустарников. Очень редко.

Stellaria longifolia Muehl. ex Willd. — встречен однажды у протоки реки.

S. ciliatosepala Trautv. — в луговинах на речных террасах, иногда очень обильно, реже в лиственничниках на равнине, в ложбинах стока. Часто.

S.crassifolia Ehrh. — на глинистых берегах проток, озерков в долине реки, сорное в поселках. Нередко.

S. dahurica Willd. et Schlecht. — среди луговин в лиственничных редколесьях на равнине, в зарослях пойменных кустарников. Нередко.

S.palustris Retz. — в осоково-злаковых лугах в низинах поймы реки. Редко.

S.peduncularis Bunge — на сухих степных склонах, на сухих речных террасах, в сухих лиственничниках на равнине. Обычно. Иногда очень обилен.

Nymphaea tetragona Georgi — встречен однажды в глубокой протоке реки, где довольно обилен.

Anemone ochotensis (Fisch. ex G.Pritz.) Juz. — в моховых лиственничниках на равнине. Очень редко.

Aquilegia parviflora Ledeb. — на сухом степном склоне горы, встречен однажды.

Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch — в воде озерков в долине реки. Нечасто.

Caltha natans Pall. ex Georgi — в озерках в пойме реки. Редко.

Leptopyrum fumarioides (L.) Reichenb. — сорное в поселках. Нередко.

Pulsatilla flavescens (Zucc.) Juz. — на степных береговых склонах, бровках речных террас, сухих горных склонах, в сухих редколесьях на равнине. Обычно.

Ranunculus affinis R.Br. — в лугах в пойме реки, на береговых склонах. Очень редко.

R.gmelinii DC. — в сырых мочажинах и ямах в пойме реки, в озерках. Нечасто.

R.purshii Richards. (= *R.gmelinii* DC. var.*hookeri*) — в лужах, на глинистых берегах стариц-проток, у дорог в сырых западинах на равнине. Нередко.

R.sceleratus L. — на глинистых берегах озерков и проток, в лужах и у дорог в поселках. Нечасто.

Corydalis sibirica (L.fil.) Pers. — в луговинах среди редколесий на равнине, у дорог, на береговых склонах. Нередко.

Arabidopsis bursifolia (DC.) Botsch. — на степных склонах гор. Нередко.

Arabis hirsuta Scop. — сорное в поселках. Нередко.

Armoracia sisymbrioides (DC.) Cajand. — в сухих лугах на речных террасах, сорное в поселках. Нередко.

Descurainia sophia (L.) Webb. ex Prantl — сорное в поселках, на речном аллювии, реже на береговых склонах. Часто.

Draba cinerea Adam — на сухих степных береговых склонах, на щебнистых горных склонах. Редко.

D.nemorosa L. — обильно на сухих песчаных склонах бортов речной долины. Редко.

D.parvisiliquosa Tolm. — на сухих супесчаных береговых склонах, на старых гарях на равнине. Редко.

Erysimum cheiranthoides L. — на сухих степных береговых склонах, в сухих лиственничниках на равнине, на песчаных холмах. Нечасто.

Isatis jacutensis N.Busch — в лугах поймы реки. Нередко.

Lepidium apetalum Willd. — сорное в поселках, на южных береговых склонах. Нередко.

Rorippa palustris (L.) Bess. — по берегам водоемов, в сырых низинах в долине реки. Часто.

Sedum purpureum (L.) Schult. — в лугах в долине реки. Нечасто.

Saxifraga cernua L. — в сухих лугах в пойме реки. Очень редко.

S.radiata Small. — у водотоков, в сырых низинах. Редко.

S.spinulosa Adams — на сухих степных склонах гор и холмов, береговых склонах. Доминирует в разнотравных степях. Нередко.

Chrysosplenium alternifolium L. subsp. *sibiricum* (Ser. ex DC.) Hult. — на глинистых наносах и среди зарослей пойменных кустарников. Очень редко.

Parnassia palustris L. — в сырых низинах у подножий береговых склонов, у водотоков, в пойменных лугах. Редко.

Ribes dikusha Fisch. — включен в список со слов местных жителей, нами в природе не встречен.

R.triste Pall. — у полос стока, в зарослях ольхи и березки в распадках береговых склонов, среди пойменных кустарников. Часто.

Chamaerhodos erecta (L.) Bunge — на южных степных склонах бортов речной долины. Очень редко.

Comarum palustre L. — в мочажинах у водоемов, в ложбинах стока и сырых низинах в пойме реки. Часто.

Potentilla anserina L. — сорное в поселках, в лугах на пойменных речных террасах. Обычно.

P.arenosa (Turcz.) Juz. — на сухих степных береговых склонах, на песчаных холмах. Часто.

P.hyparctica Malte — в сырых ложбинах на береговых склонах. Очень редко.

P.jacutica Juz. — на степных береговых склонах, щебнисто-мелкоземистых склонах гор, реже на песчаных речных террасах. Нередко.

P.norvegica L. — на песчаных речных наносах, у дорог. Нередко.

P.nudicaulis Willd. ex Schlecht. — на сухих степных береговых склонах, в злаково-разнотравных степях. Нечасто.

P.stipularis L. — в луговых сообществах в долине реки. Нередко.

P.supina L. subsp.*paradoxa* (Nutt. ex Torr. et Gray) Sojak. — на песке в старой дорожной колее на равнине. Встречен однажды. Определение И.Сояка.

Rosa acicularis Lindl. — очень обилен на южных склонах бортов речной долины, реже в сухих лиственничниках на равнине, на песчаных холмах, у дорог. Обычно.

Rubus arcticus L. — в нижних частях береговых склонов, возле водотоков, иногда среди пойменных кустарников. Нечасто.

R.chamaemorus L. — в заболоченных низинах на речных террасах. Нечасто.

R.sachalinensis Lévl. — на сухих супесчаных береговых склонах, в сухих лиственничниках на равнине. Нередко.

Sanguisorba officinalis L. — в пойменных лугах и в травяных лиственничниках. Часто.

Spiraea salicifolia L. — среди зарослей пойменных кустарников и в сырых лугах, на вырубках на равнине. Нередко.

Astragalus alpinus L. subsp.*alpinus* — в пойменных лугах. Нередко.

A.agrestis Dougl. (= *A.dasyglottis* Fisch.) — встречен однажды в луговине на песчаной пойменной террасе речки. Очень обилен.

A.schelichovii Turcz. — на речных аллювиях. Редко.

Hedysarum dasycarpum Turcz. — на степных песчаных склонах бортов речной долины. Нередко.

H.hedysaroides (L.) Schinz. et Thell. s.l. — в пойменных лугах и в луговинах среди кустарников. Нередко.

H.vicioides Turcz. — обилен в зарослях пойменных кустарников, реже в пойменных лугах. Нечасто.

Lathyrus pilosus Cham. — в лугах на опушках пойменных кустарников. Нередко.

Oxytropis adamsiana (Trautv.) Vass. subsp. *janensis* Jurtz. — в пойменных лугах среди кустарников в долине реки, на песчаных аллювиях. Нечасто.

O.deflexa (Pall.) DC. — в лугах на опушках ивняков, на обочинах дорог в пойме реки. Нередко.

O.leucantha (Pall.) Bunge subsp. *subarctica* Jurtz. — встречен однажды на глинисто-песчаной обочине дороги в поселке.

Vicia multicaulis Ledeb. — на сухих южных склонах бортов речной долины. Редко.

Euphorbia discolor Ledeb. — на сухих степных горных и береговых склонах. Нередко.

Callitriche hermaphroditica L. — на мелководьях озерков и проток в пойме реки. Редко.

C.palustris L. — иногда очень обильно на глинистых берегах и мелководьях озерков-стариц и пересыхающих проток в долине реки. Нечасто.

Empetrum subholarcticum V.Vassil. — доминирует в сухих лиственничниках на равнине и высоких речных террасах. Обычно.

Chamerion angustifolium (L.)Scop. — на береговых склонах, на старых гарях на равнине, на нарушенных участках в редколесьях, сорное в поселках. Обычно.

Epilobium palustre L. — у водоемов, в сырых низинах среди лугов в долине реки, в канавах на равнине. Нечасто.

Myriophyllum verticillatum L. — в глубоких протоках и водоемах в пойме реки. Редко.

Hippuris vulgaris L. — по краям озерков и стариц. Обычно.

Cicuta virosa L. — по берегам луж, озерков, в мочажинах сырых низин, иногда вместе с наумбургией. Нередко.

Cnidium cnidiifolium (Turcz.)Schischk. — на сухих степных склонах гор, в камнеломковых степях, в пойменных лугах. Нечасто.

Pachypleurum alpinum Ledeb. — в пойменных лугах. Нередко.

Seseli condensatum (L.)Reichenb.fil. (= *Libanotis condensata* (L.)Crantz) — в вейниково-разнотравных лугах в долине реки, на песчаных наносах. Нередко.

Pyrola grandiflora Radius — в лиственничниках на равнине и в долине реки, среди пойменных рощ. Обычно.

Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz. — в моховых лиственничниках на равнине. Нечасто.

Arctostaphylos uva-ursi (L.)Spreng. — в сухих лиственничниках на равнине и речных террасах. Часто.

Arctous alpina (L.) Niedenzu — в лиственничных редколесьях на равнине и речных террасах. Нечасто.

A.erythrocarpa Small. — на старых гарях, в редколесьях на равнине, нередко вместе с шикшей. Часто.

Ledum decumbens (Ait.)Lodd. ex Steud. — доминирует в кустарничковых редколесьях на равнине. Обычно.

Vaccinium uliginosum L. subsp.*microphyllum* Lange — в умеренно влажных условиях в редколесьях на равнине и речных террасах. Обычно.

V. vitis-idaea L.subsp. *minus* (Lodd.) Hult. — в сухих редколесьях на равнине и речных террасах, на сухих склонах бортов речной долины. Обычно.

Androsace filiformis Retz. — на глинистых берегах водоемов и проток в долине реки. Редко.

A.septentrionalis L. — в сухих редколесьях на равнине. Обилен на степных склонах бортов речной долины. Нечасто.

Naumburgia thyrsiflora (L.)Reichenb. — по сырым берегам и на мелководье озерков и луж в пойме реки. Редко.

Gentiana barbata Froel. — в лугах в долине реки, в луговинах среди редколесий на равнине. Редко.

G.plebeja Cham.et Schlecht. — в сухих редколесьях на равнине и у дорог. Редко.

G.tenella Rottb. — в луговых группировках на склонах бортов речной долины. Редко.

Lomatogonium rotatum (L.) Froel. — в лугах на речных террасах, иногда очень обилен. Нередко.

Menyanthes trifoliata L. — в озерках в пойме реки. Нередко.

Phlox sibirica L. — на сухих южных склонах бортов речных долин, на степных горных склонах, где иногда очень обилен, на песчаных холмах. Нечасто.

Polemonium boreale Adam — на песчаных участках береговых склонов. Редко.

Eritrichium sericeum (Lehm.)DC. — на сухих степных склонах речных долин. Очень редко.

Lappula squarrosa (Retz.) Dumort. — у дорог, на степных береговых и горных склонах. Редко.

Limosella aquatica L. — на глинистых отмелых берегах озер и проток в пойме реки, иногда очень обильно. Нечасто.

Linaria acutiloba Fisch. ex Reichenb. — на сухих песчаных склонах бортов речных долин. Редко.

Thymus oxyodontus Klok. — на степных береговых и горных склонах. Часто.

Veronica incana L. — на сухих степных береговых и горных склонах. Нечасто.

V. longifolia L. — в зарослях ольхи и ив на склонах бортов речной долины, на пойменных террасах. Нередко.

Castilleja pallida (L.) Kunth — в зарослях кустарников и в лугах в поймах речек и ложбинах стока. Нечасто.

C. rubra (Drob.) Rebr. — в луговинах среди кустарников в поймах рек и ложбинах стока. Редко.

Pedicularis labradorica Wirsing — в редколесьях на равнине. Нередко.

P. sudetica Willd. subsp. *gymnostachya* (Trautv.) Jurtz. et Petrovsky — в лугах и в зарослях кустарников в поймах рек, ложбинах стока. Нечасто.

Orobanche coerulescens Steph. — на песчаных бровках бортов речной долины, на песчаных холмах. Нередко.

Utricularia vulgaris L. — в озерках и протоках-старицах. Редко.

Plantago canescens Adams — на песчаных склонах холмов. Редко.

Galium densiflorum Ledeb. — в пойменных лугах, на степных береговых и горных склонах. Нередко.

Linnaea borealis L. — в редколесьях и зарослях кустарников в долине реки. Редко.

Adoxa moschatellina L. — в зарослях пойменных кустарников. Очень редко.

Valeriana capitata Pall. ex Link. — в сырых лугах в пойме реки, в редколесьях на равнине. Часто.

Campanula langsdorffiana Fisch. ex Trautv. et Mey. — на сухих степных и луговых береговых и горных склонах, иногда обильно. Нечасто.

Achillea millefolium L. — в пойменных лугах, сорное в поселках. Редко.

Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman. — в сухих лиственничниках в долине реки. Редко.

Arnica iljinii (Maguire) Iljin — на сухих береговых склонах, в пойменных лугах. Нередко.

Artemisia bargusinensis Spreng. — на сухих южных склонах бортов речной долины, иногда очень обилен. Часто.

A. dracunculus L. — в луговинах на местах стоянок на равнинах, на береговых склонах, иногда очень обилен. Нечасто.

A. gmelinii Web. ex Stechm. subsp. *scheludjakoviae* Korobkov — в сухих остепненных редколесьях на склонах гор, у дорог. Редко.

A. frigida Willd. — на опушках редколесий на равнине. Очень редко.

A. laciniatiformis Kom. — на степных береговых и горных склонах, иногда очень обилен. Часто.

A. leucophylla (Bess.) Turcz. ex Clarke — на аллювии рек, у дорог. Нечасто.

Erigeron acris L. — на пойменных террасах рек. Редко.

Lactuca sibirica (L.) DC. — в сырых лугах, в зарослях кустарников поймы реки. Нередко.

Matricaria matricarioides (Less.) Perter ex Britt. — сорное в поселках. Нередко, иногда обильно.

Petasites frigidus (L.) Fries — встречен однажды на обочине дороги среди редколесий на равнине.

Ptarmica salicifolia (Bess.) Serg. — в пойменных лугах и редколесьях. Редко.

Saussurea alpina (L.) DC. — в луговинах среди редколесий на равнине, на сухих склонах бортов речной долины. Редко.

Senecio congestus (R.Br.) DC. — у водоемов, по обочинам дорог. Нередко.

S.jacobea L. — на обочинах дорог, на пологих склонах речных террас, сорное в поселках. Нередко.

Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC. — у дорог. Редко.

T.jacuticum Tzvel. — обильно в поселках, на южных береговых склонах. Нередко.

Завершая перечень видов, встреченных в окр. пос. Батагай, отметим, что приведенный список, скорее всего, не является исчерпывающим, так как нам не удалось посетить левый берег р.Яны.

Анализируя представленные материалы, следует подчеркнуть, что в данной флоре выявлено довольно большое количество (более 7) видов сорных растений, что не характерно для флоры Крайнего Севера. Среди этих видов *Atriplex hastata, Leptopyrum fumarioides, Descurainia sophia, Lepidium apetalum, Matricaria matricarioides* и др. Спектр ведущих семейств и родов изученной флоры (табл. 1) типичен для боре-

ТАБЛИЦА 1

Ведущие семейства и роды во флоре окр. пос.Батагай

Ведущие семейства	Число видов	%	Ведущие роды	Число видов
1.*Poaceae*	40	16.1	*Carex*	16
2.*Cyperaceae*	20	8.1	*Salix*	13
3.*Asteraceae*	19	7.7	*Potentilla*	8
4.*Rosaceae*	16	6.5	*Calamagrostis*	6
5.*Salicaceae*	14	5.6	*Poa*	6
6.*Caryophyllaceae*	13	5.2	*Stellaria*	6
7—8.*Brassicaceae*	11	4.4	*Artemisia*	6
7—8.*Fabaceae*	11	4.4	*Polygonum*	5
9.*Ranunculaceae*	10	4.0		
10.*Polygonaceae*	7	2.8		
Всего в 10 семействах	161	64.8		
11.*Ericaceae*	6	2.4		

альных флор Северной Азии, а число одновидовых семейств небольшое — 21 (41.2% от общего числа семейств), что также указывает на бореальный характер данной флоры. Спектр ведущих семейств оказался совершенно идентичным таковому (как по составу, так и по положению семейства в спектре) флоры «Тополёвка-1», расположенной в Анюйском нагорье (Западная Чукотка), на территории, имеющей сходство по ландшафту, рельефу и степени облесенности с территорией данной флоры. Различия в спектрах ведущих семейств этих двух флор наблюдаются только на уровне 9—10-го семейства (*Polygonaceae* — в рассматриваемой флоре и *Fabaceae, Ericaceae* — во флоре «Тополёвка-1») (Заславская, Петровский, 1989). На сегодня среди известных нам флор это уникальный случай, подтверждающий неоднократно высказываемое нами и другими флористами мнение о ведущей роли рельефа в формировании типа флористического комплекса, населяющего определенную территорию. Анализ географического спектра данной флоры (табл. 2) свидетельствует о значительном доминировании видов бореальной фракции (67.2% от всей флоры), что также до сих пор не встречалось среди изученных флор Крайнего Севера, расположенных за Полярным кругом. Бореальная группа — наиболее многочисленная среди широтных географических групп — составлена почти на 1/3 бореально-степными видами, многие из которых играют заметную роль в растительном покрове района. Виды гипоарктической фракции составляют 21% от всей флоры, однако именно среди них находятся широко распространенные и очень заметные в растительном покрове *Arctagrostis arundinacea, Festuca kolymensis, Eriophorum russeolum, Salix boganidensis, S.glauca, S.pulchra, Pyrola grandiflora, Ledum decumbens, Vaccinium uliginosum, V.vitis-idaea*. Виды арктической фракции присутствуют в местной флоре в основном как раритеты, сохранившиеся в специфических местообитаниях (в сырых расщелинах, на аллювиях ручьев и т.п.). В числе таких раритетов арктоальпийцы

ТАБЛИЦА 2

Соотношение географических элементов во флоре окрестностей пос. Батагай

Географические фракции	Географические группы	Число видов	%
	Долготные		
Циркумполярная	Циркумполярная	87	35.1
	Всего во фракции	87	35.1
Евразиатская	Евразиатская	30	12.1
	Сибирская	19	7.3
	Восточносибирская	48	19.3
	Всего во фракции	97	38.7
Преимущественно евразиатская	Евразиатско-западноамериканская	12	4.8
	Сибирско-западноамериканская	16	6.5
	Всего во фракции	28	11.3
Преимущественно американская	Восточносибирско-американская	9	3.6
	Всего во фракции	9	3.6
Амфиберингийская	Сибирско-американская	16	6.5
	Восточносибирско-западноамериканская	16	6.5
	Всего во фракции	32	13.0
	Широтные		
Арктическая	Метаарктическая	8	3.2
	Арктоальпийская	9	3.6
	Всего во фракции	17	6.8
Гипоарктическая	Гипоарктическая	30	12.1
	Гипоарктомонтанная	22	8.9
	Всего во фракции	52	21.0
Бореальная	Арктобореальная	56	22.6
	Бореальная	124	44.6
	Всего во фракции	180	67.2
Всего видов во флоре		249	100.0

Juncus arcticus, Saxifraga cernua, Pachypleurum alpinum, Gentiana tenella и др. Совершенно отсутствуют во флоре виды арктической группы.

При анализе долготных географических элементов выявлена еще одна очень необычная ситуация для гипоарктических флор северной Азии — преобладание видов евразиатской, а не циркумполярной фракции (последнее характерно для флор Арктики и Субарктики). Тенденция к сближению количества видов этих двух фракций отмечалась нами в некоторых флорах лесотундровых и северотаежных районов Арктики [см., например, флоры «Островное» (Заславская, Сафронова, 1987), «Тополёвка-1» (Заславская, Петровский, 1989), «Джангкы» (Петровский, 1992) и др.], однако никогда не отмечалось равенства, а тем более преобладания видов ни у одной из нециркумполярных фракций. Среди долготных географических групп доминирует, как и во всех арктических флорах, циркумполярная группа, но наиболее многочисленна после нее группа восточносибирских видов (около 20% всего состава флоры), определяющих своеобразие изученной флоры. В число видов этой группы входят и таксоны, эндемичные и субэндемичные для Якутии и Верхояно-Колымской горной страны: *Elytrigia villosa, Festuca kolymensis, Carex rigidioides, Potentilla jacutica, Hedysarum vicioides, Oxytropis adamsiana* subsp. *janensis, Taraxacum jacuticum* и др. В связи с наличием в данной флоре таких видов, как *Pinus pumila, Helictotrichon dahuricum, Carex vesicata, Salix udensis, Betula middendorffii, Polygonum tripterocarpum, Anemone ochotensis, Ribes dikusha, Campanula langsdorffiana, Artemisia gmelinii* subsp. *scheludjakoviae*, ее можно охарактеризовать как флору восточносибирского типа. Серия эндемичных видов дает основание отнести данную флору к группе якутско-верхоянских флор, включающих в себя одновременно эндемиков Верхоянского хр. и территорий, примыкающих к нему.

В то же время наличие во флоре «Батагай» видов, характерных для более южных районов Якутии (и всей Восточной Сибири), таких как *Helictotrichon schellianum, Salix brachypoda, Corispermum sibiricum, Leptopyrum fumarioides, Aguilegia parviflora,*

Arabis hirsuta, Lepidium apetalum, Chamaerhodos erecta, Lappula echinata, Orobanche coerulescens, Artemisia bargusinensis, позволяет выделить данную флору в особую группу «среднеянских» флор, которая характеризуется очень малым количеством видов метаарктической, арктоальпийской и гипоарктомонтанной групп. Флоры этого типа присущи в данном регионе низкогорным и приподнято-равнинным (платообразным) территориям. К северу от пос. Батагай территории с таким рельефом занимают обширные площади (Янское плоскогорье) в бассейне среднего течения р. Яны. По-видимому, на этих территориях локальные флоры в основном представлены вариантами, близкими к флоре окр. пос. Батагай.

Согласно схеме флористического районирования Северо-Восточной Азии, разработанной Б.А.Юрцевым (1974), территория изученной флоры входит в состав Орулгано-Момской подпровинции Верхоянской провинции Бореальной флористической области, расположена в ее центральной части и, вероятно, может служить эталоном флор Янского плоскогорья.

Рассмотренная выше флора представляет собой, скорее всего, южный вариант среднеянской группы флор, характеризующихся повышенной ролью бореальных и бореально-степных элементов и минимальным участием видов арктической фракции. Более точно определить место локальной флоры «Батагай» в системе флористического районирования можно будет лишь после исследования флор в соседних регионах Якутии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В.Н., Галактионова Т.Ф., Михалева В.М. и др. Луга бассейна реки Яны // Луга Якутии. М.: Наука, 1975. С. 128—137. — *Арктическая* флора СССР. Т.10 / Под ред. Б.А.Юрцева. М.; Л.: Наука, 1987. 412 с. — *Заславская Т.М., Сафронова И.Н.* Флора окрестностей с. Островного в средней части бассейна р. Малый Анюй (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 8. С. 1115—1126. — *Заславская Т.М., Петровский В.В.* К флоре северных отрогов Анюйского хребта (Западная Чукотка) // Бот.журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 168—183. — *Определитель* высших растений Якутии / Под ред. А.И.Толмачева. Новосибирск: Наука, 1974. 543 с. — *Петровский В.В.* О флоре района нижнего течения реки Яны (Северная Якутия) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 12. С. 77—85. — *Черепанов С.К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Щербаков И.П.* Лесной покров северо-востока Азии // Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1973. С. 185—193. — *Юрцев Б.А.* Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 160 с.

Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 30 VI 1992

УДК 581.9(470.46) © Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 12

В.Б.Голуб, В.В.Синякина

ИЗМЕНЕНИЯ ВО ФЛОРЕ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ГОРЫ БОЛЬШАЯ БОГДО

V.B.GOLUB, V.V.SINYAKINA. CHANGES IN THE FLORA OF VASCULAR PLANTS FROM THE MOUNTAIN BOLSHAYA BOGDO

Сравнивается современный флористический список памятника природы — горы Большая Богдо (Астраханская обл.) со списком А.Я.Гордягина (1905), включившим в сводку, помимо собственных сборов, материалы своих предшественников, начиная с 1774 г. Среди вновь обнаруженных видов 17 антропофитов. В основном это интродуценты. Имеется также 3 неофита американского происхождения, проникновение которых на данную территорию наблюдалось еще во времена Беккера. У большинства видов, исчезнувших к 1987—1990 гг., в Северном Прикаспии проходит граница ареала, но четкой направленности смещения ареалов не наблюдается.

Уникальный геологический комплекс гора Большая Богдо—оз. Баскунчак, находящийся в северной части Прикаспийской низменности в 40 км к северо-востоку от долины р.Волги, издавна привлекал внимание многих натуралистов. Среди них были и ботаники, оставившие после себя списки растений или гербарные образцы, собранные в этом районе. Поскольку гора Б.Богдо ярко выделяется на фоне спокойного волнистого рельефа, возвышаясь над уровнем оз.Баскунчак на 170 м, исследователи обычно специально выделяли собранные или отмеченные на горе растения. Это позволило А.Я.Гордягину, посетившему гору Б.Богдо в 1902 г., обобщить данные своих предшественников за более чем 100-летний период: П.С.Палласа (1774 и 1793 г.), К.К.Клауса (1829), Э.А.Эверсманна (1834), И.К.Пачоского (начало 1900-х годов), Р.В.Ризположенского (1893), Н.И.Вагнера (1846), С.С.Щеглеева (1854), А.Беккера (1865, 1871, 1877, 1882), И.Ф.Шмальгаузена (1886).

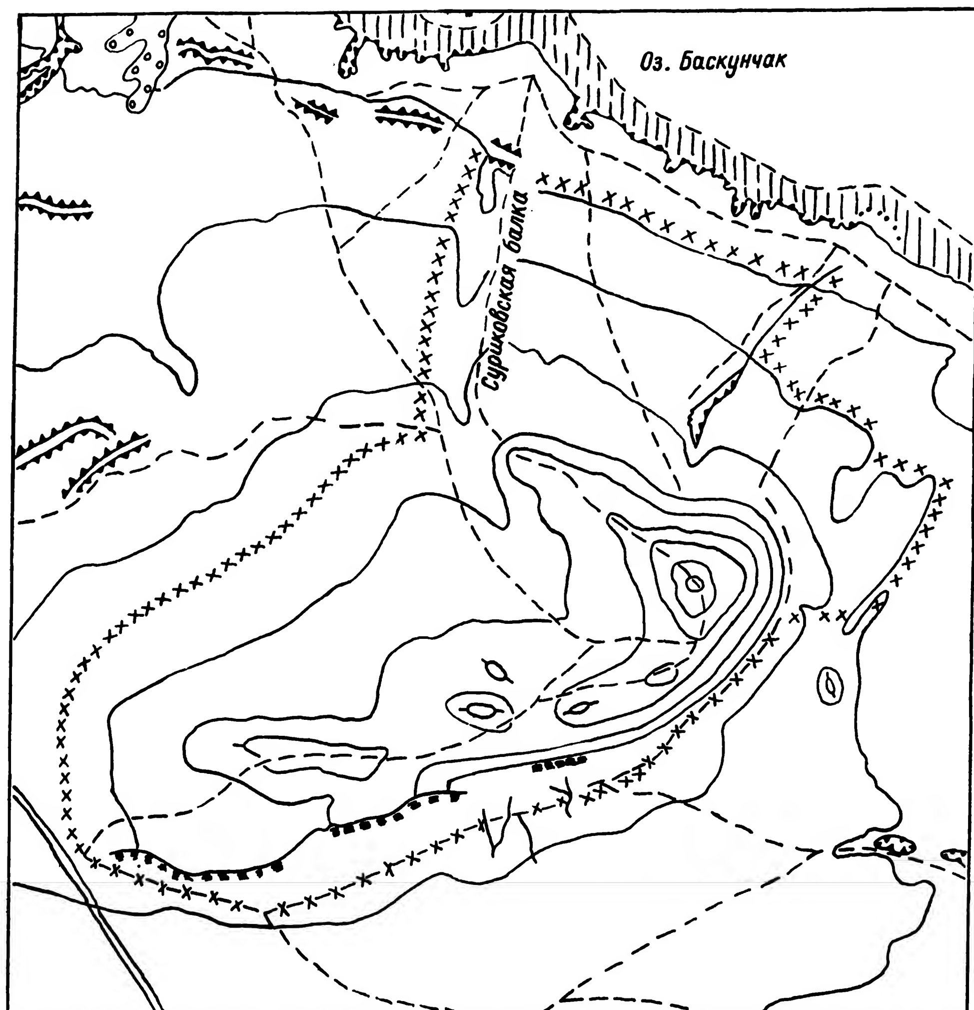
В свою сводку Гордягин (1905) включил также данные о флористических сборах на горе Б.Богдо, переданных ему Келлером, побывавшем на горе годом позднее. В списке растений, опубликованном Гордягиным, не были приведены лишь сведения А.Бунге, совершившего экскурсию на гору в 1835 г. В советский период гору Б.Богдо также посещали ботаники, например в 1925—1927 гг. М.М.Ильин и Ю.С.Григорьев, но попыток составить новый список флоры и оценить его изменения до последних лет не предпринималось.[1]

Флористические списки растений у ботаников, посещавших гору Б.Богдо, были разной полноты. Паллас указывал 12 видов, Клаус — 48, Беккер — 111, Щеглеев — 57, Вагнер — 14, Пачоский — 24, Ризположенский — 12, Шмальгаузен — 12, Гордягин — 78, Келлер — 67.

В апреле 1979 г. решением Астраханского облисполкома горе Б. Богдо был придан статус памятника природы. Возникла настоятельная необходимость инвентаризации ее флоры. С этой целью авторами данной работы гора Б.Богдо посещалась в разные сезоны в 1987—1990 гг. По результатам этих экскурсий был составлен современный список сосудистых растений из 238 видов, произрастающих на территории горы Б. Богдо (Голуб, Синякина, 1991). В этом сообщении мы остановимся на тех изменениях флоры горы Б.Богдо, которые были нами отмечены.

Площадь, в пределах которой собирали растения, показана на рисунке. В качестве уточнения укажем, что южная и юго-восточная границы проведены нами по самой верхней из дорог, опоясывающих с этих сторон гору. Отрезок северо-восточной границы также проведен по дороге, которая проходит через дамбу, перекрывающую Суриковскую балку. Затем эта граница вдоль правого склона Красной балки поворачивает на юго-запад. На восточном склоне исследования площадь включает в себя

[1] Данные о фактических сборах на горе Б. Богдо Ильина и Григорьева взяты во «Флоре Юго-Востока Европейской части СССР» (1927—1936), всех остальных исследователей — в статье Гордягина (1905). Работы, цитируемые Гордягиным, в нашем списке литературы не приведены.



Схематическая карта окр. горы Большая Богдо.
Крестиками обозначены границы, в которых в 1987—1990 гг. проводились флористические сборы.

небольшую воронкообразную овальную депрессию, которая на карте не обозначена. В этих границах площадь обследованной территории, вычисленная с помощью планиметра по карте, составляет 6 км^2.

Наличие балок создает большее разнообразие мест обитания на горе, в связи с чем здесь могут существовать наряду с ксерофитами и мезофиты. Берег оз. Баскунчак с галофильной растительностью, к которому вплотную подходит северный склон горы Б.Богдо, в изучаемую территорию не включен.

Прежде чем перейти к данным, характеризующим динамику флоры горы Б.Богдо, нужно сделать несколько замечаний. Некоторые сведения о флористических находках на горе вызывали у Гордягина сомнения. Упомянув о них в тексте, он не включил их в общий список видов горы Б.Богдо. Вместе с тем Гордягин отмечает, что некоторые виды, собранные его предшественниками вне горы, могли быть все-таки включены в список.

Нами за несколько лет сборов было подтверждено наличие на горе многих видов, которые Гордягин считал сомнительными. Это *Tamarix ramosissima, Elaeagnus angustifolia, Phragmites australis, Salsola foliosa, Climacoptera crassa, Solanum nigrum, Convolvulus arvensis, Leptaleum filifolium, Chorispora tenella, Senecio vernalis, Descurainia sophia, Elytrigia repens, Bromopsis inermis, Camelina microcarpa, Carduus uncinatus, Galium spurium, Leonurus glaucescens, Nonea picta, Onopordum acanthium, Orobanche caesia, O. coerulescens, Potentilla pedata, Rosa canina, Xanthium albinum.*[2] Добавлены к списку также 3 вида, которые Гордягин, по-видимому, не включил в свой список случайно, так как в тексте статьи сообщил о том, что они вошли в него. Это *Agriophyllum squarrosum, Corispermum hyssopifolium, Equisetum ramosissimum.*

Вместе с тем приведенный в списке *Allium moschatum* мы склонны отнести к *A.inaequale*, основываясь на замечании М.М.Ильина (1929) о том, что типичный *A.moschatum* в данном районе не встречается. Указанный Щеглеевым вид *Galatella punctata*, в точности определения которого высказывал сомнение сам Гордягин, вероятно, не что иное, как *Crinitaria tatarica*, найденный нами и другими исследователями на горе Б.Богдо. Мы считаем также, что *Silene otites* (приводится Клаусом, Гордягиным и Келлером) и *Silene wolgensis* (указывается Клаусом, Эверсманном, Беккером) — одно и то же растение. Приведенный Гордягиным вид *Festuca rupicola*, по-видимому, тождествен обнаруженным нами 2 довольно сходным видам — *F.pseudodalmatica* и *F.beckeri*. До Гордягина на горе Б. Богдо указывались разные виды рода *Thymus*, которые он свел к одному — *T.pallasianus*. Мы выделили 3 вида этого рода — *T. cimicinus, T. kirgisorum, T. marschallianus*. Последний отмечался также Вагнером.

Следует также заметить, что мы сомневаемся в правильности указания Клаусом для горы Б. Богдо *Crepis mollis*, который никем более не указывался для Прикаспийской низменности. Однако установить, что может действительно скрываться под этим названием, мы теперь не имеем возможности.

До наших сборов на горе Б. Богдо ряд видов был отмечен здесь лишь одним каким-либо исследователем. Если допустить, что это были ошибочно определенные или собранные вне пределов горы Б. Богдо растения (такая мысль возникала и у Гордягина), то в этом случае количество видов, отмеченных двумя и более нашими предшественниками и исчезнувших к 80-м годам нашего века, равно 12 (см.таблицу). У 8 из этих видов в районе Северного Прикаспия проходят границы ареалов: северо-

Виды, отмеченные двумя и более исследователями и не найденные на горе Б. Богдо в конце 80-х годов XX в.

Виды	Исследователи, отмечавшие виды											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Koelpinia linearis	+	+										
Litwinowia tenuissima		+	+									
Jurinea multiflora		+		+								
Eriosynaphe longifolia		+				+						
Berteroa incana					+	+						
Euclidium syriacum	+	+				+						
Veronica spicata				+		+						
Ferula nuda						+	+					
Astragalus rupifragus						+	+	+				
Scorzonera stricta		+				+				+		
Ewersmannia subspinosa		+				+	+			+		
Halimocnemis sclerosperma										+	+	
Ferula caspica		+				+				+	+	+

Примечание. 1 — Паллас (1774, 1793), 2 — Клаус (1829), 3 — Эверсманн (1834), 4 — Вагнер (1846), 5 — Щеглеев (1854), 6 — Беккер (1865, 1871, 1877, 1882), 7 — Шмальгаузен (1886), 8 — Пачоский (начало 1900-х годов), 9 — Ризположенский (1893), 10 — Гордягин (1902), 11 — Келлер (1903), 12 — Ильин, Григорьев (1925—1927). В скобках указаны годы посещений горы Б. Богдо.

[2]Латинские названия видов растений даны по сводке С.К.Черепанова (1981).

западная — у *Ewersmannia subspinosa*, северная — у *Koelpinia linearis* и *Ferula caspica*, восточная — у *Litwinowia tenuissima*, южная граница распространения вдоль р.Волги — у *Eriosynaphe longifolia, Scorzonera stricta, Veronica spicata, Astragalus rupifragus*. Таким образом, четко выраженной направленности смещения границ ареалов у исчезнувших видов нет.

В числе впервые обнаруженных нами в 80-х годах видов много антропофитов. Это две группы видов — интродуценты и бессознательно занесенные.

Первая группа включает в себя следующие виды: *Acer negundo, Amorpha fruticosa, Caragana arborescens, Cerasus vulgaris, Fraxinus pennsylvanica* (?),[3] *Halimodendron halodendron, Lonicera tatarica, Malus domestica, Populus nigra, Pyrus pyraster, Ribes aureum, Robinia pseudacacia, Ulmus pumila, U.carpinifolia*. Все они, кроме первого вида, были отмечены только в Суриковской балке, где в конце 20-х годов проводились мелиоративные работы, а позже был посажен сад. Один экземпляр *Acer negundo*, прижившийся самостоятельно, кроме Суриковской балки, был встречен нами к востоку от нее, в соседнем овраге. Семенные зачатки *Halimodendron halodendron*, вероятнее всего, были занесены животными в Суриковскую балку из лесозащитной полосы, находящейся недалеко от горы Б. Богдо.

Вторая небольшая группа антропофитов — неофиты американского происхождения: *Amaranthus albus, A. retroflexus, Erigeron canadensis*. Следует заметить, что проникновение американских видов на данную территорию наблюдалось еще во времена Беккера (1865—1882), приводившего для горы Б. Богдо *Xanthium strumarium* (вероятно, это найденный нами *X.albinum*). Видов, удаленных на значительные расстояния от основного ареала, помимо американских, не найдено.

Остальные вновь обнаруженные виды являются для данной местности обычными: *Agropyron desertorum, Allium paczoskianum, Arabidopsis toxophylla, Artemisia abrotanum, Asparagus polyphyllus, A. brachyphyllus, Astragalus cornutus, Atriplex micrantha, Atriplex sphaeromorpha, Capsella bursa-pastoris, Buglossoides tenuiflora, Calamagrostis epigeios, Carex stenophylla, Centaurea arenaria, Chenopodium album, Ch. hybridum, Cousinia astracanica* (?), *Cuscuta monogyna, Cynoglossum officinale, Diptychocarpus strictus, Dodartia orientalis, Draba nemorosa, Erophila verna, Euphorbia subcordata, Filago arvensis, Juncus gerardii, Lactuca tatarica, Lamium paczoskianum, Lavatera thuringiaca, Leymus racemosus, Lycopsis orientalis* (?), *Melandrium astrachanicum, Poa angustifolia, Orobanche arenaria, O. caesia, Polycnemum arvense, Polygonum junceum, P. patulum, P. novoascanicum, Ranunculus polyrhizos, Rubus caesius, Rumex crispus, R.stenophyllus, Scutellaria altissima, Solanum dulcamara, Taraxacum officinale, Tragopogon dubius*.

Возможно, что эти виды были в прошлом пропущены ботаниками, а учтены нами лишь потому, что мы посещали гору несколько лет в разные сезоны. Но не исключено, что они были занесены на гору в последние десятилетия с окружающих территорий, и это обогатило ее флору.

Кроме перечисленных видов, студенты Астраханского педагогического института (Сергеев, Рухленко, 1991) отметили на горе Б. Богдо еще несколько новых видов: *Lavatera trimestris, Medicago lupulina, Salvia stepposa, Tanacetum vulgare*.

В настоящее время гора Б. Богдо — место массового отдыха не только жителей ближайших селений, но и туристов из отдаленных населенных пунктов Астраханской и Волгоградской областей. Весной, когда цветут тюльпаны, именно на склонах горы их собирают больше всего. Здесь проводят свои тренировки и соревнования скалолазы и любители дельтапланеризма. В излюбленном месте стоянок туристов — Суриковской балке — можно увидеть множество кострищ и кучи мусора.

В нескольких направлениях гора пересечена дорогами. Несмотря на запрещающие транспаранты, почти каждый автолюбитель считает своим долгом въехать на вершину по хорошо наезженной дороге. Мы наблюдали, как одна из дорог на северо-

[3] С вопросительным знаком указаны виды, состояние экземпляров которых не позволяет их точно определить.

восточном склоне, по которой ездят большегрузные самосвалы из карьера на гипсовый завод, дала начало новому оврагу.

На юго-востоке России гора Б. Богдо, пожалуй, единственное место, где столь долго велись флористические наблюдения. Было бы целесообразно ограничить ее рекреационное и хозяйственное использование, переведя в ранг заповедника. Это тем более важно, что здесь произрастает несколько видов, включенных в «Красную книгу РСФСР» (1988). К ним относятся *Asparagus brachyphyllus, Delphinium puniceum, Thymus cimicinus, Tulipa schrenkii.*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голуб В.Б., Синякина В.В. Анализ динамики горы Большая Богдо. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1991. № 3727-В91. 36 с. — *Гордягин А.* Поездка в Астраханскую пустыню // Тр. о-ва естествоисп. при Имп. Казанск. ун-те. Казань, 1905. Т. 39. Вып. 4. С. 1—31. — *Ильин М.М.* Сем. *Liliaceae* — Лилейные // Флора Юго-Востока Европейской части СССР. Л., 1929. Вып. 3. С. 330—406. — *Сергеев С., Рухленко И.* Флора горы Большая Богдо // Матер. Итоговой науч. конф. преподавателей, сотрудников и студентов АГПИ им. С.М.Кирова. Астрахань, 1991. С. 14. — *Красная* книга РСФСР. М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с. — *Флора* Юго-Востока Европейской части СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1927—1936. Т. 1—4. — *Черепанов С.К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Институт экологии Волжского бассейна РАН
Тольятти

Получено 26 VIII 1991

УДК 582.26 : 581.5

Р.Р.Кабиров

АЛЬГОСИНУЗИИ ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ В ОКРЕСТНОСТЯХ НАЗАРОВСКОЙ ГРЭС (КРАСНОЯРСКИЙ КРАЙ)

R.R.KABIROV. ALGOSYNUSIA OF THE MEADOW PHYTOCOENOSES IN THE NEIGHBOURHOOD OF NAZAROVSKAYA POWER-STATION (KRASNOJARSK TERRITORY)

Исследовано влияние на почвенные водоросли выбросов электростанций, работающих на твердом топливе. Показано, что вблизи электростанций наблюдается цианофитизация альгогруппировок.

При использовании угля в качестве топлива вместе с выходящими газами выбрасываются различные токсические вещества — окислы углерода, азота, серы, тяжелые металлы, мышьяк, асбест и т.д., образуется значительное количество золы, содержащей радиоактивные элементы (Страус, 1982). Выбросы теплоэлектростанций, работающих на твердом топливе, приводят к изменению окружающих фитоценозов, оказывая влияние на высшие и низшие растения.

Сообщества почвенных водорослей изучали в районе Назаровской государственной районной электростанции (ГРЭС), расположенной в Назаровской котловине центральной части Красноярского края. По физико-географическому районированию она относится к Южно-Сибирской горной области (Сочава, 1980) и представляет собой одну из межгорных котловин сибирского типа. На слабоувалистой поверхности днища котловины, лежащей на высоте 300—400 м над ур. м., доминируют лесостепные ландшафты преимущественно кальциевого класса. Выбросы Назаровской ГРЭС, воздействующие на окружающие ландшафты, относятся к щелочному типу. Главные особенности изменения ландшафтов — образование вторично-поверхностно-карбонатных почв с повышенным в 4—5 раз содержанием кальция, железа, стронция; в 2 раза — бария, марганца, кобальта; в 1.5 раза — никеля, меди, ванадия; появление

нового щелочного карбонатно-кальциевого равновесия (Волкова, Давыдова, 1987). В результате происходит перестройка всей биотической составляющей ландшафтов: изменяется отношение растений, животных и микроорганизмов к избытку кальция и щелочной реакции почв.

Исследования проводили в луговых (разнотравно-мятликовых) фитоценозах. Пробы отбирали на расстояниях 1 км (импактная зона с высоким, 150—200 т/км^2, накоплением в снегу выбросов твердых взвешенных частиц — ТВЧ), 10 км (буферная зона с невысоким, до 50 т/км^2, накоплением ТВЧ) и более 30 км (фоновая зона с накоплением ТВЧ до 8—12 т/км^2) от Назаровской ГРЭС. Выделение зон дано по работе В.Г.Волковой и Н.Д.Давыдовой (1987).

При выявлении видового состава водорослей применяли классические почвенно-альгологические методы (Голлербах, Штина, 1969) — чашечные культуры со «стеклами обрастания» (с некоторыми нашими модификациями). На каждом стекле обрастания под микроскопом просматривали по 5 полос (трансект): 4 трансекты по краям и 1 трансекту, проходящую через центр стекла. Степень развития обнаруженных водорослей оценивали по 3-балльной шкале обилия: 1 балл — на трансекте обнаружены 1—3 особи данного вида; 2 балла — 4—10; 3 балла — более 10 особей данного вида. После просмотра 5 трансект для каждого выявленного вида рассчитывали сумму баллов на стекле обрастания. При таком подходе минимальное обилие равно 1 баллу (если из 5 трансект водоросли определенного вида обнаружены всего на 1 трансекте и в количестве 1—3 особей), максимальное — 15 баллам (3 балла × 5 трансект). Обилие, выраженное в баллах, использовали при сравнительной оценке степени развития популяций отдельных видов, семейств, альгоценозов. Для альгогруппировок рассчитывали интегральный показатель развития альгогруппировок (ИПР) по формуле ИПР$=\sum_{i=1}^{n} O_i$, где O_i — обилие (в баллах) i-й популяции почвенных водорослей, входящих в состав данной альгогруппировки. Величина ИПР зависит, с одной стороны, от числа входящих в альгогруппировку видов, с другой — от степени обилия популяций каждого вида. По величине ИПР можно оценивать экологичеекую роль конкретных альгогруппировок.

При сопоставлении степени развития почвенных водорослей различных альгогруппировок использовали показатель КСО (Кабиров, 1990), который рассчитывали по формуле КСО=ИПР$_a$/ИПР$_b$, где КСО — коэффициент сравнительного обилия, ИПР$_a$ и ИПР$_b$ — интегральные показатели развития 1-й и 2-й альгогруппировок соответственно. Показатели ИПР и КСО могут принимать значения от 0 до M, где M — любое положительное число.

Всего на обследованной территории обнаружено 46 видов и внутривидовых таксонов почвенных водорослей, из них 19 (41% от общего количества) синезеленых, 14(30) зеленых, 5(11) желтозеленых, 8(18%) диатомовых. Преобладание синезеленых (как по числу видов, так и по степени их развития), отмеченное в фоновой зоне, сохранялось в буферной и импактной зонах. В фоновой доминировал вид *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun. Интенсивно развивались *Phormidium autumnale* (Ag.) Gom. В буферной зоне доминировали *Hantzschia amphioxys, Phormidium foveolarum* (Mont.) Gom., *Plectonema boryanum* Gom.f.*hollerbachianum* Elenk. Интенсивно развивались популяции *Chlorella mirabilis* V.Andr., *Microcoleus vaginatus* (Vauch.) Gom., *Phormidium ambiguum* Gom., *Ph.tenue* (Menegh.) Gom. В импактной зоне доминировали популяции нитчатых синезеленых *Ph.autumnale, Ph.foveolarum*. Интенсивно развивались синезеленые *Ph.subfuscum* (Ag.) Kütz., *Oscillatoria brevis* (Kütz.) Gom.

Преобладание синезеленых связано в основном с двумя факторами — характером высших растений и щелочной реакцией почвы. Согласно многочисленным исследованиям (Голлербах, Штина, 1969; Штина, Голлербах, 1976; Starks et al., 1981; Metting, 1981; Hoffmann, 1989), в луговых фитоценозах наблюдается интенсивное развитие синезеленых, благоприятной для них является и щелочная среда. По числу

видов на втором месте находились зеленые, однако по степени развития они уступали диатомовым (см.таблицу).

Степень развития почвенных водорослей в окрестностях Назаровской ГРЭС

Показатели		Зоны		
		импактная	буферная	фоновая
Синезеленые	Число видов	9	14	9
	%	53	44	47
	ИПР	69	98	45
	КСО	1.5	2.2	
Зеленые	Число видов	4	8	5
	%	23	25	26
	ИПР	8	25	12
	КСО	0.7	2.2	
Желтозеленые	Число видов	1	4	2
	%	6	12	11
	ИПР	2	8	3
	КСО	0.7	2.7	
Диатомовые	Число видов	3	6	3
	%	18	19	16
	ИПР	17	35	21
	КСО	0.8	1.7	
Всего	Число видов	17	32	19
	%	100	100	100
	ИПР	96	166	81
	КСО	1.2	2.0	

Примечание. % — процент от общего числа обнаруженных видов; величину КСО рассчитывали по отношению к фоновой зоне.

Наиболее высокие значения ИПР отмечены в буферной зоне, в фоновой и импактной они значительно ниже. При переходе от фоновой зоны (через буферную) к импактной происходит цианофитизация (увеличение роли синезеленых водорослей) альгогруппировок. Ханцшиевая альгогруппировка фоновой зоны сменяется ханцшиево-формидиевой (в буферной зоне), которую в импактной зоне сменяет формирующаяся формидиевая альгогруппировка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волкова В.Г., Давыдова Н.Д. Техногенез и трансформация ландшафтов. Новосибирск: Наука, 1987. 190 с. — *Голлербах М.М., Штина Э.А.* Почвенные водоросли. Л.: Наука, 1969. 228 с. — *Кабиров Р.Р.* Альгосинузии южной тайги и их изменения в процессе промышленного освоения территории // Бот.журн. 1990. Т. 74. № 2. С. 208—216. — *Сочава В.Б.* Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука, 1980. 253 с. — *Страус В.* Образование веществ, загрязняющих атмосферу, и технология очистки газовых выбросов // Химия окружающей среды. М.: Химия, 1982. С. 141—171. — *Штина Э.А., Голлербах М.М.* Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 143 с. — *Hoffmann L.* Algae of terrestrial habitats // Bot. Rev. 1989. Vol. 55. N 2. P. 77—105. — *Metting B.* The systematics and ecology of soil algae // Bot. Rev. 1981. Vol. 47. N 2. P. 195—213. — *Starks T.L., Shubert L.E., Trainor F.R.* Ecology of soil algae: a review // Phycologia. 1981. Vol. 20. P. 65—80.

Башкирский педагогический институт
Уфа

Получено 29 I 1992

УДК 581.5:582.736(-925.15) ©Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 12

А.В.Положий, Е.Е.Тимошок

ОНТОГЕНЕЗ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ *OXYTROPIS KOSSINSKYI* (*FABACEAE*) НА ЮГО-ВОСТОЧНОМ АЛТАЕ

A.V.POLOZHIY, E.E.TIMOSHOK. THE ONTOGENY AND STRUCTURE OF THE POPULATION OF *OXYTROPIS KOSSINSKYI* (*FABACEAE*) IN THE SOUTH-EASTERN ALTAI

Приведены результаты изучения онтогенеза, плотности и структуры популяции *Oxytropis kossinskyi* из юго-восточного Алтая.

Инвентаризация редких и исчезающих видов на территории России в основном проведена, хотя и требует дальнейшего уточнения. Очередной задачей является изучение эколого-биологических особенностей редких видов, что не только представляет теоретический интерес, но и является необходимым для разработки способов охраны этих видов в природных местообитаниях, а также для их успешной интродукции.

К числу крайне редких видов цветковых растений с узким ареалом относится остролодочник Косинского *Oxytropis kossinskyi* B.Fedtsch. et Basil., описанный Б.А.Федченко и Н.А.Базилевской из Северной Монголии, долины р.Толы (Ильин, 1927), а в недавнее время отмеченный еще в двух ботанико-географических районах Монголии — в Хангае и Средней Халхе (Грубов, 1982). Больше нигде не был известен.

При обработке коллекции остролодочников Алтая в связи с составлением «Флоры Сибири» нами было установлено, что в Гербарии Томского университета под названием *Oxytropis aciphylla* Ledeb. var. *gracilis* Kryl. (Крылов, 1908) хранятся образцы этого вида, собранные из нескольких местообитаний в долине р. Чеган-Узун (юго-восточный Алтай).

В 1987—1988 гг. на юго-восточном Алтае работал отряд Гербария Томского университета, в задачи которого входило уточнение распространения некоторых редких видов и исследование их популяций. Местонахождение остролодочника Косинского на юго-восточном Алтае было подтверждено.

Этот вид обитает в степном поясе на высоте около 1700 м над ур.м. в разнотравно-полынных степях, на каменистых и щебнистых склонах. Обнаружена одна популяция, которая занимает площадь около 200 × 80 м в составе петрофитной разнотравно-полынной степи по пологому (3—5°) южному склону. Общее проективное покрытие — около 15%. В травяном покрове участвуют *Artemisia frigida* Willd. (3—5%), *A.santolinifolia* (Pamp.) Turcz. ex Krasch. (1—2), *A.maritima* L. s.l. (менее 1), *Potentilla acaulis* L. (1), *P.bifurca* L. (1), *Eritrichium pectinatum* (Pall.) DC. (1), *Veronica spicata* L. (1), *Allium tenuissimum* L. (менее 1), *Oxytropis kossinskyi* (менее 1), *Alyssum obovatum* (C.A.Mey) Turcz. (менее 1), *Dianthus versicolor* Fisch. ex Link. (менее 1), *Aster alpinus* L. (1), *Poa attenuata* Trin. (1), *Convolvulus ammanii* Desr. (менее 1%).

На площади, занятой популяцией остролодочника, были заложены 3 трансекты 1 м шир., общая длина которых составила 500 м. На каждом 10-м метре регулярно закладывались учетные площадки 1 × 1 м, всего 47 площадок.

Исследовались онтогенез, плотность и структура популяций по методикам, разработанным Т.А.Работновым (1950) и сотрудниками лаборатории МГПИ (Программа ..., 1986).

Морфологическая характеристика вида

Oxytropis kossinskyi — многолетний травянистый стержнекорневой подушковидный поликарпик с ветвистым каудексом. Надземные побеги 2 типов — вегетативные и генеративные.

Вегетативные побеги многолетние, полициклические, нарастающие моноподиально в течение 2—4 лет. Листья в розетках, по 3—5 в каждой, парноперистые, прижато-короткоопушенные, с 2 парами вдоль свернутых узколинейных (0.8—1.6 см дл., 1 мм шир.) листочков. Прилистники пленчатые, сросшиеся до половины с черешком и почти до верха между собой. При опадании листочков рахисы превращаются в тонкие, ломкие шипы, вначале светло-коричневые, позднее чернеющие. Из коротких оснований розеточных побегов при втягивании их в почву образуется каудекс, на котором (даже на самых старых ветвях) сохраняются шипы.

Генеративные побеги пазушные, моноциклические, безлистные, укороченные, несущие один цветок на очень короткой (около 1 мм) цветоножке. Прицветники пленчатые, ланцетные, 2—3.5 мм дл. Чашечка трубчато-колокольчатая, 10—12 мм дл., с короткими ланцетными зубцами, в 3—4(5) раз короче трубки. Венчик пурпурно-фиолетовый, остающийся при плодах, флаг 20—21 мм дл., отгиб его яйцевидный, цельный, крылья 16—17 мм дл., остроконечие лодочки 1.5—2 мм дл. Бобы продолговатые, 8—9 мм дл., 2—3 мм шир., твердокожистые, мягкобеловолосистые, с брюшной стороны желобчатые и с довольно широкой перегородкой, полностью покрытые вздувающейся и неразрывающейся чашечкой.

Онтогенез

При исследовании популяции *O.kossinskyi* не обнаружено проростков и ювенильных растений. В связи с этим описание онтогенеза начато с имматурного состояния.

Имматурные растения (*im*). Подушковидная форма еще не сформировалась. Особи довольно мелкие, 0.5—1.5 см в диам. Имеют лишь 2 или 3 ветви каудекса и 2 или 3 розеточных вегетативных побега с листьями, типичными для вида по форме и размерам. Ветви каудекса 0.9—1 см дл., годичные побеги 1.1—1.7 см дл. Главный корень неветвящийся, 2.5—3.5 см дл., 0.15 см в диам. (у основания).

Виргинильные растения (*v*) имеют вид маленькой подушечки размером от 2 × 3 до 3.5 × 4 см, с хорошо развитым ветвистым каудексом и главным корнем. Каудекс имеет 7—11 ветвей, его размеры 3—3.2 см дл., 3.1—4 см в диам. Годичные побеги 1.0—1.2 см дл.

Корневая система состоит из главного корня (до 14 см дл., 0.35 см в диам. у основания) и многочисленных боковых корней 2-го и 3-го порядков. Один из боковых корней 2-го порядка, начинающийся от гипокотиля, лишь немного короче главного. Другие боковые корни, образующиеся в нижней трети главного корня в числе 3—6, короткие (до 2 см дл.).

Генеративный период у особей *O.kossinskyi* связан с формированием пазушных моноциклических генеративных побегов. В генеративном периоде возрастные состояния особей (молодые, средневозрастные и старые) различаются по размерам, степени отмирания их центральной части, по числу генеративных побегов и некоторым другим признакам.

Молодые генеративные растения (g_1) представляют собой хорошо развитые подушечки размером 6 × 6 см. Каудекс сильно разветвленный, число ветвей 27—31, его размер 3.7—4.0 см дл., 5.9—6.2 см в диам. Число годичных побегов 32—36, длина их 1—1.1 см. Число цветков и плодов незначительное — от 1 до 5 (7). Главный корень более 15 см дл., сильно ветвящийся; имеются корни 2—4-го порядков. Один из боковых корней 3-го порядка, отходящий от гипокотиля, лишь немного короче главного. Остальные корни 3-го порядка, короткие, 1.5—2 см дл., 4-го — менее 1 см. На границе каудекса и главного корня отмечается слабое расщепление главного корня.

Средневозрастные генеративные особи (g_2) представляют собой хорошо развитые подушки (от 8 × 9 до 9 × 13 см). Характеризуются началом отмирания центральной части особи на 10—20%. Число цветков и плодов в этом возрастном

состоянии максимальное — 15—25. Каудекс имеет более 50 ветвей, он достигает 4—5.5 см дл., 8—10 см в диам. Годичных побегов более 60.

С т а р ы е   г е н е р а т и в н ы е   о с о б и (g_3) отличаются крупными размерами подушек (от 10 × 12 до 17 × 25 см), уменьшением числа цветков и плодов (до 9 и менее). Центральная часть подушек отмирает на 50—60%. Каудекс 5.5—5.6 см дл., 11—16 см в диам., центральная часть его отмирает. Годичные побеги образуются лишь в удаленных от центра частях особи, число их (по сравнению со средневозрастными генеративными) резко сокращается.

Признаки дальнейшего старения особей проявляются в прогрессирующем отмирании центральной части подушки; отмершая часть начинает преобладать над живой. Резко сокращаются число годичных побегов и способность к ветвлению, каудекс разрушается, начинается распад на партикулы.

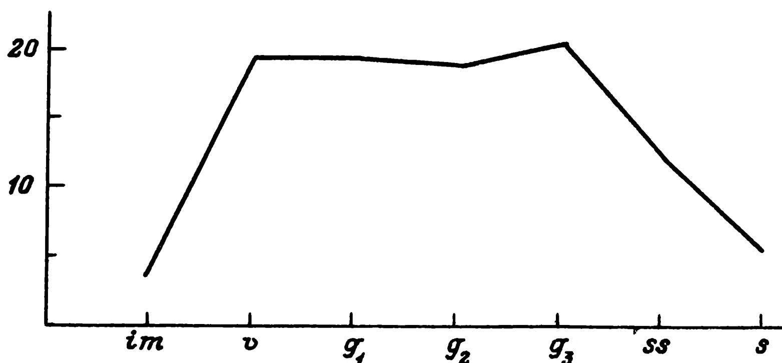
С у б с е н и л ь н ы е   р а с т е н и я (*ss*) характеризуются некоторым уменьшением размера подушек (от 9 × 14 до 12 × 16 см) и отмершей на 60—70% их центральной частью. Годичные побеги развиваются только по краю подушки. Особи распадаются на 3—4 довольно крупные партикулы с небольшим числом (12—15) живых годичных побегов.

С е н и л ь н ы е   р а с т е н и я (*s*) представляют собой отдельные партикулы размером 3 × 5.5 см, с частью главного корня. Из многочисленных ветвей каудекса живыми остаются лишь 2 или 3, на них развиваются годичные побеги, число которых не превышает 8—10.

Плотность и структура популяции

Распределение особей по площади популяции неравномерное. На окраинах популяции расстояние между особями колеблется от 8 до 50 м, в центре популяции плотность особей более высокая: на площадках в 1 м^2 она составляет от 1 до 15 особей, при этом они находятся на расстоянии 15—20 см друг от друга. Средняя плотность особей в популяции низкая — 1.3±0.4 на 1 м^2. Неравномерность распределения особей по площади подтверждается показателями изменчивости: дисперсия плотности (ε^2=8.0) более чем в 4 раза выше среднего значения плотности, коэффициент вариации очень высок и составляет 219.8%. Кроме того, отмечен большой эксцесс (13), что указывает на ненормальное распределение особей.

Отсутствие проростков и ювенильных растений *O.kossinskyi* в исследованной в 1988 г. популяции, вероятно, можно рассматривать как показатель нерегулярного семенного возобновления вида. Это подтверждается также довольно низким участи-



Возрастная структура популяции *Oxytropis kossinskyi* в разнотравно-полынной степи юго-восточного Алтая.

По оси абсцисс — возрастные состояния особей; по оси ординат — доля их участия в ценопопуляции, %.

ем в ней имматурных растений при более высоком участии виргинильных (см. рисунок).

Нерегулярное возобновление вида может быть связано со следующими причинами: во-первых, с неблагоприятными в отдельные годы метеорологическими условиями, что отрицательно влияет на процессы опыления и оплодотворения цветков, а также на развитие семян и их прорастание; во-вторых, с неблагоприятными условиями для выживания проростков, так как популяция находится в районе чрезвычайно интенсивного выпаса овец.

Во «взрослой» части спектра популяции виргинильные, молодые генеративные, средневозрастные генеративные и старые генеративные особи принимают практически равное участие (см. рисунок). Локальный подъем в возрастном спектре отмечен у старых генеративных особей. В целом в популяции преобладает группа генеративных особей. Субсенильные и сенильные особи представлены в популяции незначительно.

Самоподдержание популяции осуществляется исключительно семенным путем, вегетативное возобновление у вида отсутствует. Имеющаяся старческая партикуляция особей не имеет значения для возобновления вида.

Изученная популяция *O.kossinskyi* характеризуется невысоким, но, по-видимому, достаточным семенным возобновлением. При этом длительное и устойчивое состояние популяции обеспечивается за счет большой продолжительности онтогенеза, который у растений-подушек может длиться до 100 лет.

Заключение

Проведенное исследование показывает, что остролодочник Косинского на протяжении последних 80 лет не расширил свой ареал, но одна из популяций его устойчиво сохраняется в долине р. Чеган-Узун (юго-восточный Алтай). Возобновление популяции происходит только семенным путем и нерегулярно, на что указывает отсутствие всходов и ювенильных особей в год исследования. Сохраняется популяция, видимо, благодаря длительному пребыванию особей в генеративном состоянии, но возобновление вида малоэффективно — плотность популяции низкая (1.3 особи на 1 $м^2$).

Остролодочник Косинского имеет крайне ограниченное распространение. Популяция его восстанавливается нерегулярно и находится в районе интенсивного выпаса овец. Этот, видимо, весьма древний и интересный в научном отношении вид в ближайшее время на территории России может полностью исчезнуть. Для сохранения вида его следует включить в «Красную книгу» по категории 1 (Е) и обеспечить охрану популяции *O. kossinskyi* путем изъятия из хозяйственного использования участка территории, занятой фитоценозом с его популяцией. Следует также рекомендовать использовать остролодочник Косинского как объект интродукции в ботанических садах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грубов В.И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л.: Наука, 1982. 163 с. — *Ильин М.М.* Памяти Константина Константиновича Косинского // Изв. Гл. бот. сада АН СССР. 1927. Т. 26. Вып. 2. С. 105—117. — *Крылов П.Н.* Флора Алтая и Томской губернии. Томск, 1908. 378 с. — *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. 1950. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. С. 7—204. — *Программа* и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. М.: МГПИ, 1986. 33 с.

Томский государственный университет

Получено 27 I 1992

УДК 581.522.6 ©Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 12

М.С.Тасекеев

IKONNIKOVIA KAUFMANNIANA (*LIMONIACEAE*) В СООБЩЕСТВАХ СЮГАТЫ-БОГУТИНСКОГО МАССИВА (СЕВЕРО-ВОСТОЧНАЯ ЧАСТЬ ЗАИЛИЙСКОГО АЛАТАУ)

M.S.TASEKEEV. *IKONNIKOVIA KAUFMANNIANA* (*LIMONIACEAE*) IN COMMUNITIES OF THE SYUGATY-BOGUTY MASSIF (THE NORTH-EASTERN PART OF THE ZAILIYSKY ALATAU)

Кратко описаны сообщества из северо-восточной части Заилийского Алатау с участием *Ikonnikovia kaufmanniana* — эндемичного вида монотипного рода, занесенного в «Красную книгу СССР» и «Красную книгу КазССР».

В период полевых исследований (1983—1984 гг.) в Сюгаты-Богутинском массиве нами были описаны сообщества, в которых обильно или единично встречалась иконниковия Кауфмана *Ikonnikovia kaufmanniana* Lincz. Наше внимание к этим сообществам неслучайно и связано с тем, что *I. kaufmanniana* является эндемичным видом монотипного рода, занесенного в «Красную книгу СССР» (1984) и «Красную книгу КазССР» (1981).

Монотипный род *Ikonnikovia* относится к сем. *Limoniaceae* Lincz. *I. kaufmanniana* — травянистый многолетник 15—60 см выс., с укороченным каудексом, густо покрытым остатками черешков. Цветки в плотных продолговатых колосьях, с лепестками фиолетово-красного цвета, вдвое больше чашечки. Произрастает единичными особями и небольшими группами.

Ареал вида ограничен: северо-восточные отроги Заилийского Алатау (Тургень, Сюгаты-Богуты, Турайгыр) и хр. Кетмень. На восток проникает до Кульджи (КНР).

Первое упоминание об этом интересном растении относится ко второй половине прошлого столетия. Оно было найдено Э.Регелем «в долинах гор Ахбуртана, возвышающихся между реками Или и Текес, на берегах реки Ханахай, впадающей в реку Или у колонии Подгорной на высоте от 4000 до 5000 футов над уровнем моря» (Регель, 1880 : 78) и описано им под названием *Statice kaufmanniana* Regel. Значительно позже, спустя более полвека, И.А.Линчевский (1952) отнес этот вид к особому роду — *Ikonnikovia*, названному в честь известного исследователя флоры Средней Азии — Н.П.Иконникова-Галицкого.

Территория, где нами были описаны сообщества с *I. kaufmanniana*, расположена в Сюгаты-Богутинском массиве, лежащем в междуречье трех рек: с севера — Или, с запада — Чилик, с востока — Чарын; с юга проходит хр. Турайгыр.

Сюгаты-Богутинский массив относится к северо-восточной части Заилийского Алатау; основными хребтами, образующими этот массив, являются горы Сариктас (1850 м), Улькен-Богуты (1815 м), Сюгаты (1780 м) и Бала-Богуты (1650 м). В данном массиве хорошо выражена поясность растительного покрова; колонка поясности включает в себя пояс пустынь [подпояс остепненных пустынь (1200—1400 м)] — степной пояс [подпояса опустыненных и сухих степей (1400—1700 м)] — кустарниковый пояс (1700—1850 м).

I. kaufmanniana встречается во всех вышеперечисленных горных хребтах, начиная с подпояса остепненных пустынь до кустарникового пояса включительно. В настоящих пустынях на подгорных равнинах, пьедесталах горных массивов и в низкогорьях этот вид отсутствует, что связано с аридностью территории и засоленностью почв.

В литературе описание сообществ с *I. kaufmanniana* приводится лишь для лежащего южнее Сюгаты-Богутинского массива хр. Турайгыр (Голоскоков, 1956). Иконниковия отмечена с обилием sol в полынно-типчаковых и полынно-тырсовых степных сообществах.

В поясе остепненных пустынь Сюгаты-Богутинского массива *I.kaufmanniana* встречается в сообществах 2 формаций полыней — семиреченской (*Artemisia*

heptapotamica)[1] и лессинговидной (*A. sublessingiana*), в фитоценозах — с доминированием 2 вышеназванных видов.

Семиреченскополынные с *I. kaufmanniana* сообщества приурочены, как правило, к щебнисто-каменистым верхним и средним частям склонов северной, северо-восточной и северо-западной экспозиций. Для менее каменистых участков склонов крутизной 25—30° типичны ковыльно-семиреченскополынные сообщества. Обилие основного эдификатора — *Artemisia heptapotamica* — достигает cop_2 (проективное покрытие 15—20%) при общем проективном покрытии травостоя 40—50%. Содоминирует несколько видов ковылей (*Stipa caucasica, S. richterana, S. sareptana*) с общим обилием cop_1 (10—15%). *I. kaufmanniana* встречается в обилии cop (6—9%). Из сопутствующих видов следует отметить *Kochia prostrata, Tulipa albertii*. Для еще более каменистых частей северо-восточных и северных склонов характерны ковыльково-полынные сообщества. Основные эдификаторы *Artemisia heptapotamica* и *A. sublessingiana* встречаются в обилии cop_2 (18—20%) при общем проективном покрытии травостоя 40—45%. Содоминирует ковыль восточный — ковылек *Stipa orientalis* с обилием cop (8—10%). Обилие *I. kaufmanniana* не превышает sp (4—5%), жизненность средняя. Сопутствующие виды *Ferula ovina, Dracocephalum integrifolium, Tulipa uniflora, Ephedra intermedia* встречаются в обилии sp—sol. Лессинговиднополынные сообщества с *Ikonnikovia kaufmanniana* формируются преимущественно на северных склонах с мелкоземисто-щебнистыми почвами. Они отличаются более богатым, чем семиреченскополынные ценозы, видовым составом, а проективное покрытие в них достигает 60—70%. *I. kaufmanniana* произрастает в ковыльно-лессинговиднополынных (*Artemisia sublessingiana, Stipa kirghisorum, S. macroglossa*) и типчаково-ковыльно-лессинговиднополынных (*Artemisia sublessingiana, Stipa orientalis, S. macroglossa, Festuca valesiaca*) сообществах. Последние особенно характерны для подпояса остепненных пустынь. Обычно в этих сообществах обильны петрофитные виды полыней (*Artemisia rutifolia, A. frigida*), а также разнотравье (*Potentilla sericea, Oberna behen* и др.). Покрытие *I. kaufmanniana* достигает 7—8%.

В подпоясе опустыненных степей иконниковия встречается в формациях 2 видов ковылей (*Stipa macroglossa, S. orientalis*), в типчаковой формации (*Festuca valesiaca*), а также в полидоминантных сообществах, где соэдификаторами являются несколько видов злаков. Особенно большой интерес представляют пустынно-степные фитоценозы с доминированием *Stipa macroglossa* и участием *Ikonnikovia kaufmanniana*. В литературе вообще отсутствуют описания крупноязычковоковыльных сообществ, однако в Сюгаты-Богутинском массиве они распространены довольно широко и занимают значительные площади.

Полынно-типчаково-крупноязычковоковыльные (*Stipa macroglossa, Festuca valesiaca, Artemisia heptapotamica, A. sublessingiana*) с *I. kaufmanniana* опустыненные степи приурочены, как правило, к мелкоземистым северным склонам с крутизной 40—45° и пологонаклонным увалам со слабощебнистыми почвами. Обилие иконниковии достигает sp—cop (7—8%). В составе сообществ отмечены ковыли (*Stipa orientalis, S. richterana, S. sareptana*) и незначительное количество разнотравья (*Scorzonera pusilla, Dracocephalum integrifolium, Astragalus tscharynensis, Linaria ramosa* и др.).

Характерны в подпоясе опустыненных степей и сообщества формации ковыля восточного (*Stipa orientalis*), где обилие *I. kaufmanniana* составляет не более sol—sp (2—3%). Это — также петрофитные сообщества, произрастающие на северо-западных щебнисто-каменистых склонах.

Нами описаны также опустыненные степи с иконниковией, в которых содоминирует несколько видов ковылей (*Stipa macroglossa, S. sareptana* с участием иногда *S. kirghisorum*, а иногда *S. caucasica*). Обычно в этих сообществах обильно представлены виды петрофитного разнотравья (*Halianthemum songaricum, Convolvulus tragacanthoides, Artemisia rutifolia, Erodium plathyrrhinchum, Ferula ovina, Allium setifo-*

[1] Латинские названия растений приведены по сводке С.К Черепанова (1981).

lium, Overna behen и др.).

В подпоясе опустыненных степей довольно широко распространены типчаковые (*Festuca valesiaca*) с *Ikonnikovia kaufmanniana* сообщества. Так, для восточной части хр. Сюгаты характерны полынно-тонконогово-типчаковые (*Festuca valesiaca, Koeleria cristata, Artemisia sublessingiana*) степи, где обилие *I. kaufmanniana* достигает cop_1 (10—12%). Из сопутствующих видов в том или ином обилии встречаются *Stipa macroglossa, S. orientalis, Crambe kotschyana, Galatella saxatilis, Oxytropis macrocarpa, Astragalus angustissimus*. Надо отметить, что вид Galatella saxatilis является эндемиком этих гор и занесен в «Красную книгу КазССР».

В хребтах Улькен-Богуты и Кызыл-Тобе на северо-восточных склонах и на днищах высокоприподнятых логов описаны полынно-типчаковые (*Festuca valesiaca, Artemisia sublessingiana*) сообщества, где иконниковия присутствует в обилии sp—cop (7—9%). Сопутствующими видами здесь являются *Stipa macroglossa, S. kirghisorum, Carex turkestanica, Poa bulgosa*, а также кустарник *Caragana camillischneideri*.

Интересны также описанные нами в подпоясе опустыненных степей полынно-многозлаковые (*Stipa macroglossa, S. sareptana, S. richterana, S. orientalis, Koeleria cristata, Artemisia heptapotamica, A. sublessingiana*) степи, где иконниковия встречается в обилии cop_2 (15—17%). Это — также петрофитные сообщества, произрастающие на щебнисто-мелкоземистых северных склонах с крутизной 40—45°.

В подпоясе сухих степей и в кустарниковом поясе сообщества с участием *Ikonnikovia kaufmanniana* не занимают больших площадей и типологическое разнообразие их уменьшается. Иконниковия встречается там в меньшем обилии, ее проективное покрытие достигает максимум 7—8%, а высота — не более 20—25 см. Преобладают типчаковые (*Festuca valesiaca*), многозлаковые (*Stipa lessingiana, Koeleria cristata, Festuca valesiaca, Phleum phleoides*) и переходные к опустыненным степям тырсиковые (*Stipa sareptana*) сообщества. В подпоясе сухих степей иконниковия произрастает на северных мелкоземистых, обычно пологих склонах, где проективное покрытие травостоя достигает 90—100%.

Так, в подпоясе сухих степей нами описаны многозлаковые степи, где доминируют *Stipa orientalis, S. caucasica, S. capillata, Festuca valesiaca, Psathyrostachys juncea*. Незначительные площади на высотах 1600—1700 м занимают типчаково-тырсиковые с *Ikonnikovia kaufmanniana* степи. В составе этих сообществ отмечены *Ferula akitschkensis, Stipa lessingiana, Carex turkestanica*, а также *Koeleria cristata, Ephedra regeliana, Scorzonera pusilla, Galium ruthenicum, Allium oreoprasum, Poa bulbosa*.

В поясе кустарников встречаются разнотравно-злаковые с *Ikonnikovia kaufmanniana* степи, где обилие этого вида очень невелико (sol—sp; 3—4%), а высота не более 20—25 см. Доминируют в этих степях *Stipa lessingiana, Koeleria cristata, Phleum phleoides, Festuca valesiaca*. Характерны *Carex turkestanica*, а также *Ferula akitschkensis, F. ovina*. Разнотравье в целом представлено степными видами: *Veronica spuria, Galium ruthenicum, G. verum, Galatella saxatilis, Scorzonera pusilla, Hypericum perforatum, Leontopodium fedtschenkoanum, Daucus carota, Astragalus angustissimus* и др.

Как видно из приведенных кратких описаний, *Ikonnikovia kaufmanniana* является степным петрофитным видом. Оптимальными для ее произрастания являются условия в подпоясе опустыненных степей, где она достигает наибольших обилия, покрытия (cop_{1-2}; 15—18%) и наибольшей высоты. В пустынных ценозах иконниковия выглядит угнетенной, встречается не столь обильно и едва достигает 10—15 см выс. Также не благоприятны для нее условия в подпоясе сухих степей и кустарниковом поясе, где преобладают сообщества с довольно большим проективным покрытием травостоя, иногда достигающим 90—100%, что, по-видимому, препятствует расселению этого растения.

В заключение следует отметить, что *Ikonnikovia kaufmanniana* — декоративное и интересное во всех отношениях растение с узким ареалом — должно быть сохранено для будущих поколений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голоскоков В.П. Материалы к флоре хребта Турайгыр (восточная оконечность Заилийского Алатау) // Тр. Ин-та ботаники АН КазССР. 1956. Т. 3. С. 26—58. — *Линчевский И.А.* Род *Ikonnikovia* Lincz. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 18. С. 292—297. — *Красная* книга КазССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Ч. 2. Алма-Ата: Наука, 1981. 600 с. — *Красная* книга СССР. Т. 2. М.: Лесная пром-ть, 1984. 580 с. — *Регель Э.* Кермек Кауфмана // Вестн. Имп. Российск. о-ва садоводства. 1880. № 2. С. 78—79. — *Черепанов С.К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Институт ботаники АН Казахстана
Алма-Ата

Получено 1 XI 1991

УДК 581.3.

О.П.Камелина

К ЭМБРИОЛОГИИ РОДА *IXERBA* В СВЯЗИ С ЕГО СИСТЕМАТИЧЕСКИМ ПОЛОЖЕНИЕМ

O.P.KAMELINA. ON THE EMBRYOLOGY OF THE GENUS *IXERBA* IN RELATION TO ITS SYSTEMATIC POSITION

Сравнительный анализ эмбриологических признаков родов *Ixerba*, *Escallonia* и *Brexia* показал их значительные различия, что позволяет говорить о нецелесообразности включения рода *Ixerba* ни в состав сем. *Escalloniaceae*, ни в состав сем. *Brexiaceae*.

Новозеландский род *Ixerba* чаще всего сближается с родами *Brexia*, *Roussea* и в современных филогенетических системах рассматривается в составе сем. *Escalloniaceae* (Takhtajan, 1980, 1986) или сем. *Brexiaceae* (Тахтаджян, 1966; Dahlgren, 1983). Однако окончательное положение рода *Ixerba* и его статус остаются невыясненными (Тахтаджян, 1987). Решению этих вопросов могут помочь эмбриологические признаки, которые выявлены в настоящем исследовании; ранее этот род эмбриологически не был изучен.

Материал и методика

Исследован любезно предоставленный А.Л.Тахтаджяном материал по *Ixerba brexioides*, который был собран в естественных условиях произрастания этого вида (New Zealand, North Island, № 4100, 3 VIII 1986, E.K.Cameron). Применяли фиксатор FAA. Обрабатывался материал по общепринятой методике. Микротомные срезы делали толщиной 12 мкм. Постоянные препараты окрашивали генциан-виолетом и тройной окраской (по: Камелина и др., 1992). Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4 и микроскопа Ergaval.

Результаты исследования

Пыльник и пыльцевое зерно. Пыльник у *I.brexioides* 4-гнездный, 2-тековый. Перед вскрыванием пыльника перегородка в теках между гнездами разрушается. Вскрываются пыльники продольной щелью. Гнезда в пыльниках разной величины, более крупные адаксиальные, меньших размеров абаксиальные. Связник с проводящим пучком в центре, не массивный. На стадии микроспор в отдельных его клетках присутствуют танины (рис. 1, *1а*).

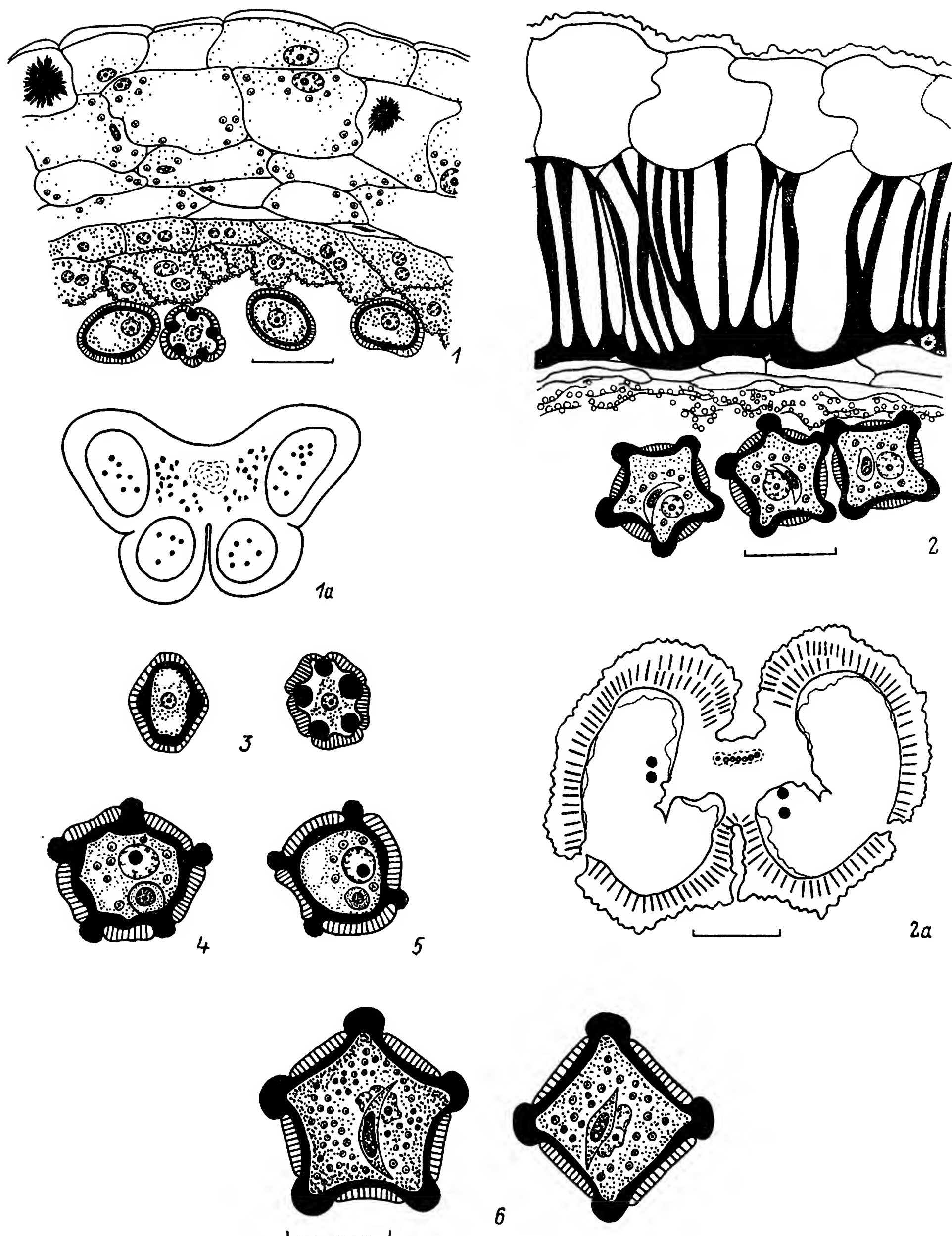


Рис. 1. Пыльник и пыльцевое зерно у *Ixerba brexioides*.

1 — фрагмент стенки пыльника на стадии вакуолизированных микроспор и схема (*1a*) этого пыльника; *2* — стенка зрелого пыльника и его схема (*2a*) в момент вскрывания; *3* — микроспоры; *4, 5* — 2-клеточные пыльцевые зерна, в оболочке генеративной клетки присутствует каллоза; *6* — зрелые пыльцевые зерна. Масштабная линейка: *1, 3—6* — 0.02; *1a, 2a* — 0.3; *2* — 0.03 мм.

Сформированная стенка гнезда пыльника 6—7-слойная, состоит из эпидермы, эндотеция, 2—3 средних слоев и нерегулярно-2-слойного тапетума. На ранних стадиях в эндотеции и средних слоях присутствует крахмал, в отдельных клетках эпидермы и эндотеция — кристаллы оксалата кальция. Тапетум клеточный, секреторный, с 2-ядерными клетками и с многочисленными орбикулами (рис. 1, *1*).

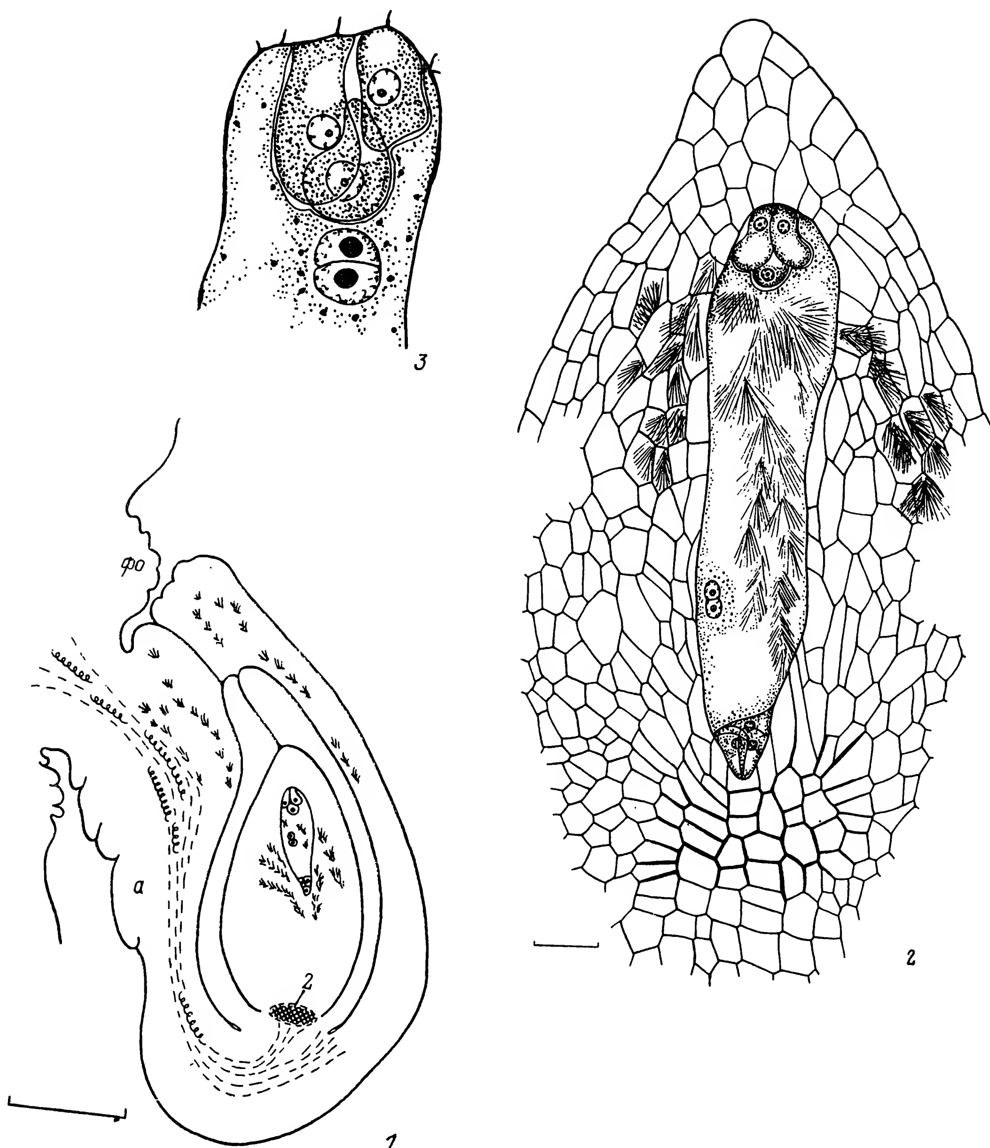


Рис. 2. Семяпочка и зародышевый мешок *Ixerba brexioides*.

1 — семяпочка на стадии зрелого зародышевого мешка, в тканях присутствуют кристаллы (*а* — ариллоид, *г* — гипостаза, *фо* — фуникулярный обтуратор); *2* — зародышевый мешок в нуцеллусе; *3* — яйцевой аппарат с аномальной поляризацией синергид. Масштабная линейка: *1* — 0.3; *2, 3* — 0.02 мм.

В зрелом пыльнике стенка 3—4-слойная, представлена эпидермой с крупными клетками, наружная оболочка которых покрыта кутикулой, а радиальные изогнуты; эндотецием с еще более крупными клетками с густой сетью фиброзных поясков и оставшимися тонкостенными пустыми и сплющенными клетками средних слоев, под которыми заметна пленка с орбикулами (рис. 1, *2*). Фиброзные утолщения образуются в эндотеции, а в адаксиальных гнездах — и в слое, прилегающем к гнездам со стороны связника (рис. 1, *2а*). Фиброзный слой окружает по периметру каждую теку.

Пыльцевые зерна одиночные, 4—5-поровые, по мере роста значительно увеличиваются в размерах (рис. 1, *3—6*). В оболочке генеративной клетки отмечено наличие каллозы во время ее пребывания в пристенном положении (рис. 1, *4*). Каллозная оболочка растворяется по мере продвижения генеративной клетки к центру вегетативной (рис. 1, *5*). Зрелое пыльцевое зерно 2-клеточное. Генеративная клетка в форме полумесяца или веретеновидная, с гомогенной цитоплазмой и сильно хроматизированным ядром, находится в контакте с лопастным ядром вегетативной клетки, в цитоплазме которой много крахмала (рис. 1, *6*). В отдельных пыльцевых зернах присутствуют кристаллы.

Завязь 5-гнездная, в каждом гнезде развиваются по 2 семяпочки, расположенные друг под другом. Верхняя чаще гемитропная, нижняя — анатропная, на широком фуникулусе.

Семяпочка с двумя интегументами, крассинуцеллятная. В семяпочке со зрелым зародышевым мешком нуцеллус массивный, в его микропилярной части различаются 2-слойный нуцеллярный колпачок и 2—4 слоя париетальной ткани. Латеральная часть нуцеллуса 6—9-слойная, халазальная — 16-слойная. Под зародышевым мешком располагается группа клеток с утолщенными пектиновыми оболочками, от нее в халазу к проводящему пучку проходит тяж из 2 слоев крупных клеток. В основании нуцеллуса хорошо различима гипостаза. Наружный интегумент 4—5-слойный, утолщающийся в области микропиле до 8 слоев, складчатый, внутренний — 3—4-слойный, в области микропиле — 6-слойный. Микропиле образовано обоими интегументами, зигзагообразное, с более длинным экзостомом. Интегументы плотно прилегают друг к другу и к нуцеллусу, в микропилярной части образуют оперкулум. Фуникулус короткий, с обтуратором. Вырост наружного интегумента с дорзальной стороны семяпочки вдоль рафе образует руминированный ариллоид. Проводящая система хорошо развита. Из фуникулуса в семяпочку входит довольно массивный пучок, в котором различимы кольчатые сосуды, затем следует в халазу, где разветвляется и достигает основания интегументов и нуцеллуса (гипостазы) (рис. 2, *1*).

В тканях пыльника, семяпочки и завязи наблюдаются скопления кристаллов; в пыльнике — в связнике, эпидерме и эндотеции, иногда и в пыльцевых зернах; в семяпочке — в фуникулусе вдоль проводящего пучка, в обоих интегументах, особенно в районе микропиле, в клетках нуцеллуса, прилегающих к зародышевому мешку, и в самом зародышевом мешке.

Зародышевый мешок овально-удлиненный, 7-клеточный, 8-ядерный. Яйцевой аппарат состоит из 3 некрупных клеток. Синергиды чаще с обычной для них поляризацией: с вакуолью в апикальной и ядром в базальной частях, без нитчатого аппарата. Яйцеклетка грушевидная, с ядром в апикальной и вакуолью в базальной частях клетки. Полярные ядра вступают в контакт и до оплодотворения не сливаются, положение их в зародышевом мешке нестабильно. Они могут находиться под яйцевым аппаратом, в центре или ближе к халазальному концу зародышевого мешка (рис. 2, *2*). Антиподы — 3 небольшие 1-ядерные клетки. В цитоплазме центральной клетки, которая располагается тонкими тяжами, наблюдаются гранулы полисахаридной природы. Во многих зародышевых мешках в центральной вакуоли накапливаются друзы оксалата кальция, иногда заполняющие всю полость зародышевого мешка.

Отмечен случай, когда все 3 клетки яйцевого аппарата были дифференцированы по типу яйцеклетки — с вакуолью в базальной части, ядром в центре и плотной цитоплазмой в апикальной части клеток. Все 3 клетки были разными по величине и форме, но располагались как типичный яйцевой аппарат (рис. 2, *3*).

Зародыш в зрелом семени крупный, с 2 удлиненными семядолями и коротким гипокотилем, с выраженными корневым и стеблевым апексами и проводящими прокамбиальными пучками. Зародыш окружен эндоспермом.

Обсуждение результатов

Фрагментарность имеющегося материала не позволила, к сожалению, детально проследить все процессы развития эмбриональных структур и определить все эмбриологические признаки рода *Ixerba*. Тем не менее уже сейчас появилась возможность проведения сравнительного анализа признаков, которые в настоящем исследовании впервые выявлены для рода *Ixerba*, с признаками родов *Brexia* и *Escallonia*, ранее детально изученными (Камелина, 1984, 1988).

Сравнивая признаки мужских и женских эмбриональных структур у *Ixerba, Brexia* и *Escallonia*, видим, что *Ixerba* отличается от этих обоих родов, и особенно резко — по строению семяпочки.

По структуре пыльника *Ixerba* отличается менее массивным связником, менее массивной (чем у *Brexia*) стенкой пыльника, отсутствием фиброзных утолщений в сохраняющихся средних слоях, отсутствием танинов и наличием кристаллов в тканях, морфологически однородным секреторным тапетумом (в отличие от гетероморфного у *Escallonia*), конфигурацией пыльника. У *Ixerba* зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные (у *Brexia* — 3-клеточные).

Завязь у *Ixerba* 5-гнездная, в каждом гнезде по 2 семяпочки; у *Brexia* семяпочки многочисленные на 4—5 париетальных плацентах; у *Escallonia* на 2—3 париетальных плацентах также многочисленные семяпочки.

Семяпочки у всех 3 родов анатропные: у *Ixerba* — крассинуцеллятная, у *Brexia* — слабо крассинуцеллятная, с двумя интегументами, значительно различаются морфологически; у *Escallonia* — тенуинуцеллятная, с одним интегументом. У *Ixerba* нуцеллус массивный, с 2-слойным нуцеллярным колпачком (у *Brexia* он отсутствует), с 2—4 (и более?) слоями париетальной ткани (у *Brexia* только 1 слой, рано разрушающийся), с многослойными латеральной и халазальной частями (у *Brexia* весь нуцеллус микропилярной и латеральной частей разрушается, сохраняется халазальная часть, окружающая антиподы). У *Escallonia* эпидерма нуцеллуса разрушается во время формирования зародышевого мешка. У *Ixerba* наружный и внутренний интегументы 4—5- и 3—4-слойные соответственно, расширяющиеся в области микропиле; интегументальный тапетум не образуется. У *Brexia* оба интегумента состоят из 5—6 слоев; хорошо выражен интегументальный тапетум, окружающий весь зародышевый мешок. У *Escallonia* один 6—7-слойный интегумент; интегументальный тапетум окружает 2/3 длины зародышевого мешка со стороны халазы. Микропиле у *Ixerba* и *Brexia* образовано обоими интегументами, но у *Ixerba* экзостом длиннее эндостома, у *Brexia*, наоборот, экзостом значительно короче эндостома. У *Escallonia* микропиле простое, в микропилярной части интегумента дифференцируется «эпистазоподобная» (Mauritzon, 1933) ткань, отсутствующая у остальных родов. Проводящий пучок семяпочки без сосудистых элементов в отличие от *Ixerba* и *Brexia*. Только у *Ixerba* имеются фуникулярный обтуратор и ариллоид. В тканях семяпочки у *Ixerba* накапливаются кристаллы оксалата кальция, у *Brexia* и *Escallonia* — танины. Гипостаза выражена у всех родов, халаза у *Ixerba* более массивна, чем у остальных, и проводящая система семяпочки более развита. Зародышевые мешки всех 3 родов различаются по форме и морфологии элементов яйцевого и антиподального аппаратов. Полярные ядра у *Ixerba* и *Brexia* сливаются во время оплодотворения, у *Escallonia* — до оплодотворения. Только у *Ixerba* в центральной клетке накапливаются кристаллы оксалата кальция. Эндосперм у *Brexia* нуклеарного типа, у *Escallonia* — целлюлярного с микропилярными гаусториями. Для *Ixerba* этот признак не определен, но в зрелом семени эндосперм обильный.

Следует отметить, что эти роды различаются и по степени продвинутости эмбриологических признаков. Наиболее продвинутыми признаками обладает *Escallonia*. *Ixerba* имеет большое число примитивных признаков (массивный нуцеллус, отсутствие интегументального тапетума, сильно развитая проводящая система в семяпоч-

ке, массивный эндосперм, крупный зародыш, наличие ариллоида, обтуратора, оперкулюма). *Brexia* в этом отношении занимает промежуточное положение.

Таким образом, по большей части известных эмбриологических признаков роды *Ixerba, Escallonia* и *Brexia* резко различаются. Это, очевидно, позволяет говорить о том, что они не являются близкородственными и не должны рассматриваться в составе одного семейства. Рекомендации по систематике родов *Brexia* и *Escallonia* были предложены ранее (Камелина, 1988, 1991). Что же касается рода *Ixerba*, то даже по тем признакам, которыми мы располагаем, ясно, что ни в сем. *Escalloniacea*, ни в сем. *Brexiaceae* включать этот род не представляется возможным. Положение его, как и родственные связи, еще остается неясным и будет предметом дальнейшего обсуждения, поскольку «систематическое положение его требует специального исследования» (Тахтаджян, 1987 : 195).

Выражаю искреннюю благодарность А.Л.Тахтаджяну за предоставленный материал и интерес к работе и Е.Шурухиной за помощь в обработке материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Камелина О.П. К эмбриологии рода *Escallonia* (*Escalloniaceae*) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 10. С. 1304—1316. — *Камелина О.П.* Эмбриология рода *Brexia* в связи с его систематическим положением // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 3. С. 356—366. — *Камелина О.П.* Сравнительно-эмбриологический анализ как метод филогенетической систематики цветковых растений. Ташкент: ФАН, 1991. 80 с. — *Камелина О.П., Проскурина О.Б., Жинкина Н.А.* К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 93—96. — *Тахтаджян А.Л.* Система и филогения цветковых растений. Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Тахтаджян А.Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Dahlgren R.* General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3. N 1. P. 119—149. — *Mauritzon J.* Studies über die Embryologie der Familien *Crassulaceae* und *Saxifragaceae*. Diss. Lund, 1933. 152 S. — *Takhtajan A.* Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta) // Bot. Rev. 1980. Vol. 46. N 3. P. 225—352. — *Takhtajan A.* Floristic regions of the world. Berkeley etc.: Univ. Calif. Press, 1986. 552 p.

Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 X 1992

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.949.1

А.Л.Буданцев

КОНСПЕКТ ТРИБЫ *NEPETEAE* (*LAMIACEAE*). РОДЫ *MEEHANIA, GLECHOMA, DREPANOCARYUM, MARMORITIS* И *HYMENOCRATER*

A.L.BUDANTSEV. A SYNOPSIS OF THE TRIBE *NEPETEAE* (*LAMIACEAE*). THE GENERA *MEEHANIA, GLECHOMA, DREPANOCARYUM, MARMORITIS* AND *HYMENOCRATER*

В результате таксономической ревизии пересмотрен состав трибы *Nepeteae*, которая включает в себя 11 родов и 356 видов. Исключены из ее состава роды *Hypogomphia* и *Suzukia*. Приведены ключ для определения родов трибы и списки видов родов *Meehania, Glechoma, Drepanocaryum, Marmoritis* и *Hymenocrater*.

Основы современной систематики семейства губоцветных были заложены G.Bentham (Bentham, 1832—1836; 1848; Bentham, Hooker, 1873—1876). В монографии «Labiatarum genera et species» (Bentham, 1832—1836) роды этого семейства входили в состав 11 триб, в основу выделения которых были положены признаки строения цветков (формы чашечки и губ венчика, направление и длина тычиночных нитей, форма пыльников) и плодов. Карпологические данные использовались, правда, лишь в диагнозах триб *Prostantherae* Benth., *Stachydeae* Benth., *Prasieae* Benth. и *Ajugeae* Benth. Группа родов, у которых задняя пара тычинок длиннее передней, составила трибу *Nepeteae* Benth. В свою очередь роды этой трибы разделялись на две группы — «stamina divergentia» и «stamina adscendentia» — без определенного таксономического ранга. Первую группу составили виды рода *Lophanthus* Benth. (non Adans.), а остальные роды — *Nepeta* L. (incl.*Glechoma* L.), *Marmoritis* Benth., *Dracocephalum* L. и *Cedronella* Moench вошли в состав второй группы. Объем трибы составил, таким образом, 5 родов и свыше 100 видов.

В новом варианте системы, опубликованной в сводке A.DeCandolle (Bentham, 1848), из 11 триб было оставлено 8. Кроме этого, трибы *Saturejeae* Benth. и *Stachydeae* подразделялись на ряд подтриб, среди которых оказались и ранее выделенные трибы (*Scutellarioideae* Benth. вошла в состав *Stachydeae*, а *Menthoideae* Benth. и *Melissineae* Benth. включены в трибу *Saturejeae*). Некоторые изменения коснулись и трибы *Nepeteae*. В ее составе числилось 6 родов, причем были добавлены роды *Lallemantia* Fisch. et Mey. и *Hymenocrater* Fisch.et Mey., не вошедшие в предыдущую сводку, а монотипный род *Marmoritis* был признан синонимом *Nepeta*.

Незначительные дополнения к системе губоцветных были сделаны в 1876 г. в очередном томе «Genera plantarum» (Bentham, Hooker, 1873—1876): триба *Ocimoideae* разделялась на 2 подтрибы — *Euocimeae* Benth. и *Lavanduleae* Benth., а подтриба *Elsholtzieae* Benth. была включена в состав подтрибы *Menthoideae*. В трибу *Nepeteae* наряду с перечисленными выше родами вошел монотипный род *Hypogomphia* Bunge. Классификация самих триб производилась на основании признаков плодов. Так, от остальных триб, составляющих большую часть семейства, отделялись триба *Prasieae*

с мясистыми плодами, а также трибы *Prostantherae* и *Ajugeae*, плоды представителей которых отличаются косым рубчиком, занимающим боковое положение.

Следующий крупный шаг в истории систематики губоцветных связан с именем J.Briquet, обработавшего это семейство для издания A.Engler и K.Prantl «Die natürlichen Pflanzenfamilien» (Briquet, 1895—1897). Предваряя изложение собственного варианта системы семейства, Briquet отмечает некоторые ее особенности по сравнению с системой Bentham. Прежде всего это касается порядка расположения надродовых таксонов. Briquet исходил из гипотезы происхождения губоцветных от вербеновых (что в дальнейшем было принято большинством исследователей), а, как известно, к числу наиболее важных отличительных признаков этих семейств относится положение столбика пестика: у представителей сем. *Verbenaceae* Juss. столбик терминальный, а у большинства губоцветных — гинобазический. Промежуточное положение занимают трибы *Ajugeae* и *Prostantherae* с боковым прикреплением долей плода, которые Briquet назвал «вербеноидными» губоцветными и поместил в основание системы. Согласно Briquet, семейство делится на 8 подсемейств, 3 из которых (*Ajugoideae* (Benth.) Briq., *Prostantheroideae* (Benth.) Briq. и *Prasioideae* (Benth.) Briq.) соответствуют одноименным трибам. В отдельные подсемейства выделены *Lavanduloideae* (Benth.) Briq., *Ocimoideae* (Benth.) Briq. и *Scutellarioideae* (Benth.) Briq. Ядро семейства по числу родов и видов составляет подсем. *Stachydoideae* (Benth.) Briq. (=*Lamioideae*). Внутри этого подсемейства было выделено 12 триб, в том числе триба *Nepeteae*, а типовая триба и триба *Saturejeae* подразделялись на подтрибы. В этой системе триба *Nepeteae* представлена 13 родами и приблизительно 225 видами. Изменения родового состава трибы произошли как за счет таксонов, описанных после публикации «Genera plantarum» (род *Chartocalyx* Regel, впоследствии признанный синонимом среднеазиатского рода *Gontscharovia* Boriss.), так и за счет пересмотра границ уже известных родов. В качестве самостоятельных Briquet рассматривает роды *Glechoma* и *Schizonepeta* (Benth.) Briq., которые Bentham считал секциями рода *Nepeta*. К роду *Agastache* Clayt. ex Gron. была отнесена большая часть видов (в основном североамериканских) рода *Lophanthus*. В составе рода *Cedronella* был оставлен только вид *C.canariensis* (L.) Webb. et Berth. Остальные виды Briquet выделил в самостоятельный род *Brittonastrum* Briq.

Система Briquet как наиболее подробно разработанная широко использовалась во многих крупных региональных «флорах». Так, на ее основе были обработаны губоцветные во «Флоре СССР» (1954) и «Флоре Китая» (Flora ..., 1977), в результате чего были описаны 2 новых подсемейства — *Drepanocaryoideae* Pojark. и *Wenchengioideae* C.Y.Wu et W.Chow.

Вариант системы Briquet, по мнению ее автора, в дальнейшем может быть модифицирован привлечением дополнительных анатомических и морфологических признаков. Среди этих признаков важными в систематике губоцветных оказались палиноморфологические данные. Для многих видов этого семейства описывалось 2 основных и наиболее часто встречающихся типа пыльцевых зерен: 3-бороздные 2-клеточные и 6-бороздные 3-клеточные (Leitner, 1942). Используя признак числа борозд, G.Erdtman (1945) предложила разделить семейство на 2 подсемейства — *Lamioideae* и *Nepetoideae*. Идея Erdtman легла в основу системы, предложенной R.Wunderlich (1967), которая, помимо палинологических признаков, использовала данные по эмбриологии и анатомическому строению плодов губоцветных (Schnarf, 1917; Martin, 1946). Согласно Wunderlich, семейство подразделяется на 6 подсемейств, каждое из которых характеризуется одним типом пыльцы и одним типом развития плодов. Подсемейства *Prostantheroideae, Ajugoideae, Scutellarioideae* и *Catopherioideae* в своих границах оказались идентичными подсемействам системы Briguet. Наиболее крупным изменениям были подвергнуты подсемейства *Stachydoideae* и *Saturejoideae*. В составе первого Wunderlich оставила лишь таксоны с 2-клеточной 3-бороздной пыльцой, Lamiinae-типом развития плодов (с крупной микропилярной частью эндосперма, 2—20-ядерными микропилярными гаусториями, 1-клеточной 2-

ядерной халазальной гаусторией и трихомами на внешнем интегументе) и с прямым зародышем со слегка расширенными семядолями (Spatulate-тип). К подсем. *Saturejoideae* отошли роды с 3-клеточными 6-бороздными пыльцевыми зернами и Saturejae-типом развития плодов (с небольшой микропилярной частью эндосперма, 2-ядерными микропилярными гаусториями, 2-ядерной, хорошо развитой халазальной гаусторией, отсутствием трихом на внешнем интегументе), а также Investing-типом зародыша с толстыми семядолями. Трибы и подтрибы подсем. *Saturejoideae*, объем которого был значительно увеличен, составили 3 группы (a, b и c), выделенные по деталям строения пыльцевых зерен. К этому подсемейству был отнесен, кроме родов подсем. *Ocimoideae*, ряд триб и подтриб (в том числе и триба *Nepeteae*) типового подсемейства системы Briquet.

Дальнейшие палинологические исследования (Cantino, Sanders, 1986; Пожидаев, 1989, 1990) подтвердили существование корреляции между числом клеток и числом борозд мужского гаметофита. В связи с этим интересно заметить, что, по мнению А.Е.Пожидаева (1989), который проанализировал пыльцу 320 видов из 162 родов на сканирующем электронном микроскопе, признаки эктэкзины не являются адаптивными, образуют внутри семейства непрерывный морфологический ряд, основанный на вариантах конструктивных особенностей скульптуры самой эктэкзины и не связанной с таксонами семейства. Этот же автор (Пожидаев, 1990) обосновал гипотезу о независимом возникновении одинаковых форм 6-бороздных пыльцевых зерен в систематических группах губоцветных с 2- и 3-клеточной пыльцой, не подтвердив таким образом предположения И.А.Борзовой (1960) о происхождении 6-бороздной пыльцы из 3-бороздной, которое связывалось с переходом от 2-клеточного мужского гаметофита к 3-клеточному.

Правомерность принципов системы Wunderlich была поддержана и результатами биохимических исследований семейства (El-Gazzar, Watson, 1970; Новицкая, Криштопа, 1971; Kooiman, 1972; Зоз, Литвиненко, 1979).

Таким образом, система Wunderlich, которая во многом опирается на принципы, предложенные Bentham и Briquet, к настоящему времени, вероятно, является наиболее «естественной» системой семейства губоцветных, во всяком случае в отношении границ большинства подсемейств. В то же время состав подсем. *Saturejoideae* (особенно группы b, куда входят 8 триб, в том числе *Rosmarineae* и *Lavanduleae*) требует, вероятно, значительной корректировки, так как это подсемейство как по морфологическим, так и по палинологическим признакам (Пожидаев, 1989) выглядит неоднородным.

Принадлежность трибы *Nepeteae* к подсем. *Saturejoideae* вполне оправдано существованием, на наш взгляд, тесных связей родов этой трибы с некоторыми родами этого подсемейства, в частности с родом *Hyssopus* L., образующим самостоятельную подтрибу. Виды этого рода, так же как и многие представители трибы *Nepeteae*, имеют почти правильную чашечку с 15 жилками и желваками в основании зубцов, отличаясь широкой плоской нижней губой венчика и прямыми тычинками, из которых передние едва длиннее задних. Пыльцевые зерна *Hyssopus* практически не отличимы от пыльцевых зерен, типичных для трибы *Nepeteae*, и имеют мало общих черт с пыльцой трибы *Saturejeae* (Пожидаев, 1989). Кроме того, виды рода *Hyssopus* близки к котовниковым по анатомии околоплодника (Билимович, 1935) и по составу эфирных масел (Буданцев, Шаварда, 1986).

Родовой состав трибы *Nepeteae* практически не пересматривался после выхода в свет системы Briquet. Исключение составляет предложение Wunderlich об исключении из трибы рода *Hypogomphia* Bunge, который в отличие от остальных котовниковых имеет 2-клеточную 3-бороздную пыльцу.

Род *Hypogomphia* представлен 2 видами-однолетниками — *H.turkestana* Bunge и *H.bucharica* Vved. (пурпурноцветковые формы этого вида описывались как *H.purpurea* (Regel) Vved. et Koczk.), распространенными в предгорьях и низкогорьях Средней Азии, на большей части Афганистана и в Хорасанских горах на востоке Ирана. За-

мечательной особенностью этого рода является редукция пары передних тычинок, превращенных в стаминодии (редукционные процессы тычиночного аппарата, характерные для видов *Salvia* L., *Ziziphora* L., *Perovskia* Kar., *Rosmarinus* L. и др., затрагивают, как правило, заднюю пару тычинок, и лишь у некоторых видов рода *Nepeta*, выделяемых в самостоятельный род *Kudrjaschevia* Pojark., наблюдается тенденция к редукции передних пыльников). Наличие длинной пары задних тычинок у *Hypogomphia*, аналогичных тычинкам котовниковых, послужило основанием A.Bunge (1873b), а вслед за ним Bentham и Briquet включить его в трибу *Nepeteae*. (В примечании к этому роду Bunge, правда, отметил, что по многим признакам *Hypogomphia* стоит ближе к видам рода *Stachys* L.). При более детальном изучении цветков *Hypogomphia* был обнаружен и ряд других своеобразных признаков, отличающих этот род от остальных родов трибы: кольцо волосков внутри трубки венчика, узкая, прямая, в основании слегка расширенная верхняя губа, пыльники со сливающимися гнездами, столбик с заметно неравными лопастями и воронковидный диск с хорошо развитой по периметру оторочкой (у остальных котовниковых диск лопастной, четырехгранный). Обособленное положение этого рода в трибе *Nepeteae* отмечал и I.Hedge (1967). Отсутствие близкородственных связей *Hypogomphia* с родами этой трибы было продемонстрировано в серологических исследованиях (Шнеер, Кутявина, 1992). Мы согласны с предложением Wunderlich (1967) о помещении рода *Hypogomphia* в типовое подсемейство и, учитывая некоторые его морфологические особенности, считаем целесообразным выделение этого рода в самостоятельную подтрибу, близкую по положению к подтрибе *Lamiinae*.

Во «Флоре Китая» (Wu, Chen, 1977a) и в последующей сводке C.Y.Wu и H.W.Li (1982) в составе трибы *Nepeteae* числится род *Suzukia* Kudo, который состоит из 2 видов — *S.shikikunensis* Kudo и *S.luchuensis* Kudo, распространенных на о-ве Тайвань и о-вах Рюкю в Японии. По мнению Y.Kudo (1930), этот род близок к роду *Glechoma* по форме листьев и развитию ползучих укореняющихся побегов. К сожалению, мы не имели возможности ознакомиться с фактическим материалом по роду *Suzukia*. Однако, судя по диагнозам его видов и изображению *S.shikikunensis* во «Флоре Китая», приведенными выше признаками исчерпывается сходство *Suzukia* и *Glechoma*, основанное, по-видимому, на процессах конвергенции. К наиболее существенным признакам, отличающим *Suzukia* и не характерным для котовниковых, относятся чашечка с 10 жилками, кольцо волосков внутри трубки венчика, более длинная пара задних тычинок, а также широкообратнояйцевидные эремы. Кроме этого, так же как и *Hypogomphia*, виды рода *Suzukia* имеют 2-клеточную 3-бороздную пыльцу (Cantino, Sanders, 1986). На основании изложенного мы считаем более правильным рассматривать род *Suzukia* в составе типового подсемейства, а вопрос о его месте должен быть решен при дополнительных исследованиях.

Далее приведен конспект родов трибы *Nepeteae*, в который вошли 11 родов и 356 видов. Данный конспект является результатом таксономической ревизии родов этой трибы. Ревизия проведена на основании личных сборов и изучения многочисленных гербарных коллекций.

Триба *Nepeteae* Benth.

1834, Lab. Gen. Sp.: 462; idem, 1848, in DC., Prodr. 12 : 368; Briq. 1896, in Engler und Prantl, Die natürl. Pflanzenfam. 4, 3a : 233, p.p.

Чашечка правильная или двугубая, с 15 жилками, зубцов 5, венчик двугубый, трубка изнутри голая, верхняя губа прямая или согнутая, тычинок 4, длиннее трубки венчика, задние тычинки длиннее передних, гнезда пыльников параллельные или расходящиеся, пыльца 3-клеточная 6-бороздная.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ТРИБЫ *NEPETEAE*

1. Цветки (одиночные или собранные в дихазии) расположены в пазухах средних (иногда нижних) и верхних стеблевых листьев . . . . 2.
+ Цветки собраны в продолговатые или головчатые колосовидные или кистевидные брактеозные соцветия; ложные мутовки или полузонтики сближенные или расставленные . . . . 4.
2. Трубка чашечки изнутри голая или с рассеянными волосками; листья зеленые; эремы с базальным рубчиком, окруженным складкой перикарпия; венчик с нормально расположенными губами; короткокорневищные травы с ползучими и часто укореняющимися в узлах боковыми побегами . . . . 3.
+ Трубка чашечки изнутри с кольцом волосков, если голая, то листья сероватые от густого опушения; эремы с латеральным рубчиком, без окружающей его складки; венчик часто с перевернутыми на 180° губами по отношению к трубке; длиннокорневищные или стержнекорневые травы с восходящими и не укореняющимися в узлах побегами . . . . *Marmoritis.*
3. Эремы голые; гнезда пыльников расходящиеся под прямым углом, поверхность пыльников гладкая; венчик 1—2.5 см дл. . . . . *Glechoma.*
+ Эремы опушены простыми волосками; гнезда пыльников параллельные, поверхность пыльников сосочковидная; венчик 2.5—4 см дл. . . . . *Meehania.*
4. Гнезда пыльников параллельные или расходящиеся под острым или прямым углом . . . . 5.
+ Гнезда пыльников расходящиеся под углом 180° . . . . 9.
5. Листья тройчатые, доли продолговато-эллиптические; зубцы чашечки с трехгранным остроконечием; эремы железистые; рубчик треугольный . . *Cedronella.*
+ Листья цельные или перистые, с ланцетными или линейно-ланцетными долями; зубцы чашечки с округлым остроконечием или острые; эремы голые или опушенные простыми волосками; рубчик округлый или дугообразный . . . . 6.
6. Листья (во всяком случае верхние) перисторассеченные или дважды перисторассеченные; нити задних тычинок восходящие под верхней губой венчика; нити передних тычинок наклонены вперед; гнезда пыльников расходящиеся под прямым углом . . . . *Schizonepeta.*
+ Все листья цельные; нити тычинок параллельные или задняя пара наклонена вперед; гнезда пыльников параллельные или расходящиеся под острым углом . 7.
7. Трубка венчика скрученная, в результате чего двураздельная или выемчатая верхняя губа занимает место трехлопастной нижней; трубка чашечки изнутри с кольцом волосков; эремы голые . . . . *Lophanthus.*
+ Трубка венчика не скрученная, губы не «перевернутые»; трубка чашечки изнутри голая; эремы (по крайней мере на верхушке) волосистые . . . . . . 8.
8. Трубка венчика в отгибе резко расширенная, до 1 см шир.; эремы волосистые по всей поверхности; боковые побеги в узлах укореняющиеся; короткокорневищные травы . . . . *Meehania.*
+ Трубка венчика в отгибе постепенно расширенная, более узкая; эремы на верхушке волосистые; боковые побеги в узлах не укореняющиеся; длиннокорневищные или стержнекорневые травы или полукустарнички . . . . . . *Agastache.*
9. Эремы дугообразно согнутые; трубка чашечки в основании косовздутая . . . . *Drepanocaryum.*
+ Эремы продолговатые, прямые; трубка чашечки в основании не расширенная 10.
10. Чашечка во время цветения широко воронковидная за счет увеличенных в размерах эллиптических или обратнояйцевидных зубцов; трубка чашечки изнутри с кольцом волосков . . . . *Hymenocrater.*
+ Чашечка трубчатая или колокольчатая, зубцы от линейно-ланцетных до треугольных; трубка чашечки изнутри голая . . . . 11.

11. Трубка чашечки между зубцами (во всяком случае между нижними) с желваками; чашечка неясно двугубая, с центральным зубцом верхней губы в 1.5—3.5 раза шире боковых, или чашечка резко двугубая, и тогда прицветники остисто-зубчатые или длинно заостренные . . . . . . *Dracocephalum* (=*Lallemantia*).
+ Трубка чашечки между зубцами без желваков; чашечка правильная или неясно двугубая, центральный зубец верхней губы немного шире боковых, если резко двугубая, то прицветники острые, цельнокрайние . *Nepeta* (=*Kudrjaschevia*).

Род *Meehania* Britton ex Small et Vail. 1894, Bull. Torrey Bot. Club, 21 : 32.
Тип: *M.cordata* (Nutt.) Britton ex Small et Vail.

Ложные мутовки пазушные, расставленные или сближенные, образующие колосовидные соцветия. Чашечка трубчатая или колокольчатая, резко двугубая; трубка прямая, изнутри голая, в зеве скошенная, между зубцами без желваков; зубцы треугольные, треугольно-яйцевидные или ланцетные, острые; венчик сине-фиолетовый или розоватый; трубка длиннее чашечки, к отгибу резко расширенная; верхняя губа прямая; средняя лопасть нижней губы широкообратнояйцевидная, выпуклая, цельнокрайняя или слегка волнистая; тычинки короче венчика; все нити параллельные, восходящие под верхней губой; гнезда пыльников параллельные, поверхность сосочковидная. Эремы от округлых до эллиптических, сетчато-морщинистые, опушенные по всей поверхности простыми волосками; рубчик базальный, округлый, окруженный складкой перикарпия. Многолетние короткокорневищные или однолетние травы с прямыми или восходящими, нередко в узлах укореняющимися побегами; листья цельные. 2n = 18.

Виды: ***M. radicans* (Vaniot) A.Budantz. comb. nov.** (*Dracocephalum radicans* Vaniot, 1904, Bull. Acad. Intern. Geogr. Bot. (Le Mans), sér. 3, 183 : 180, *M. fargesii* Lévl.), *M.henryi* (Hemsl.) Sun ex C. Y. Wu, *M.faberii* (Hemsl.) C. Y. Wu, *M.pinfaensis* (Lévl.) Sun ex C. Y. Wu, *M.urticifolia* (Miq.) Makino, *M.montis-koyae* Ohwi, *M.cordata* (Nutt.) Britton ex Small et Vail.

Весьма своеобразный род *Meehania* был описан в 1894 г. в результате сравнительного изучения ряда североамериканских видов рода *Cedronella* (впоследствии переведенных в род *Agastache*) — *C.mexicana* (Humbold, Bonpland et Kunth) Benth., *C.pallida* Lindl., *C.coccinea* Greene, *C.breviflora* A.Gray), из которых морфологически наиболее резко отличался *C.cordata* с крупными округлыми листьями, стелющимися или восходящими стеблями, двугубой чашечкой и крупным венчиком с широким зевом. Этот вид и был выделен в самостоятельный род *Meehania.* Некоторое время он оставался монотипным, пока T.Makino (1899) не перенес к нему *Dracocephalum urticifolium* Miq. (*Meehania urticifolia* (Miq.) Makino), однако позднее этот автор рассматривал его в составе рода *Glechoma* L. (Makino, 1913). В то же время некоторые ботаники (Dunn, 1915; Handel-Mazzetti, 1925) в сводках по китайским губоцветным продолжали относить этот вид к роду *Dracocephalum* L. Комбинация Makino была принята Kudo (1929) и затем другими авторами (Handel-Mazzetti, 1936; Wu, 1959; Wu, Chen, 1977b), которые рассматривали в составе рода *Meehania* не только *Dracocephalum urticifolium*, но и ряд близких к нему видов, произрастающих на юго-западе и юго-востоке Китая, описанных W.Hemsley (1890), M.Vaniot (1904) и H.Léveillé (1910, 1911).

В роде *Meehania* сочетаются характерные признаки некоторых родов трибы *Nepeteae* Benth. Крупнолистные и крупноцветковые растения рода *Meehania* с венчиком до 4 см дл. и широким, хорошо отграниченным от трубки зевом близки к *Nepeta*, в особенности к китайским видам секции *Macronepeta* Benth. и к представителям секции *Calodracon* Benth. рода *Dracocephalum.* Однако в отличие от этих родов гнезда пыльников у видов *Meehania* не расходятся под углом 180°, а параллельны, что характерно для монотипного макаронезийского рода *Cedronella* и восточноазиатско-североамериканского рода *Agastache.* Образование ползучих укореняющихся побегов, широкие, округло-сердцевидные листья, характерные для многих видов рода

Meehania, а также своеобразные эремы с базальным рубчиком, окруженным складкой перикарпия, сближают его с родом *Glechoma*. Связь рода *Meehania* с группами видов основных родов (*Nepeta, Dracocephalum*) трибы *Nepeteae*, стоящими ближе к их исходным типам, и разорванный ареал с «аза-греевской» дизъюнкцией свидетельствуют о значительной древности этого рода. Кроме того, представители *Meehania*, образуя центр разнообразия на юге Китая, где также сосредоточены очаги видовой насыщенности секций *Macronepeta* и *Calodracon*, произрастают, как правило, под пологом горных тропических лесов в отличие от видов *Nepeta* и *Dracocephalum* из этих секций, приуроченных к высокогорьям Сычуаньских Альп и Юньнаньского нагорья. Нельзя не согласиться с мнением Wu и Li (1980), которые поместили род *Meehania* в основание схемы, иллюстрирующей характер филогенетических взаимоотношений родов трибы *Nepeteae*. В то же время мы считаем весьма спорным мнение этих авторов о роде *Meehania* как о непосредственном предковом типе, давшем начало развитию таких родов, как *Nepeta* и *Dracocephalum*. Относительно более примитивные представители родов *Nepeta* (секция *Macronepeta*), *Dracocephalum* (секции *Calodracon* и *Sinodracon* C.Y.Wu et W.T.Wang) и виды *Meehania*, по-видимому, находятся на одном филогенетическом уровне. Связь же *Meehania* с другими родами трибы (все же наиболее близкая, вероятно, с *Glechoma*, который, возможно, имеет гибридное происхождение с участием *Meehania* и *Nepeta*), в особенности с географически удаленными представителями *Agastache* и *Cedronella*, подчеркивает первичность восточноазиатского центра развития *Nepeteae*.

Род *Glechoma* L. 1753, Sp. Pl.: 578, p.p. «Glecoma»; Briq. 1896, in Engler und Prantl, Die natürl. Pflanzenfam. 4, 3a : 283. — *Chamaeclema* Moench, 1794, Meth. Pl.: 393. — *Nepeta* L. sect. *Glechoma* (L.) Benth. 1834, Lab. Gen. Sp.: 484; idem, 1848, in DC., Prodr. 12 : 391, p.p. — *Meehanopsis* Kudo, 1929, Mem. Fac. Sci. Agr. Taihoku Univ. 2 : 236.

Лектотип: *G.hederacea* L.[1]

Ложные мутовки пазушные, расставленные. Чашечка трубчатая или колокольчатая, неясно двугубая; трубка прямая, изнутри голая, в зеве скошенная, между зубцами без желваков; зубцы треугольно-ланцетные или линейно-ланцетные, острые или заостренные; венчик сине-фиолетовый, лиловый или розоватый; трубка длиннее чашечки, к отгибу постепенно либо более или менее резко расширенная; верхняя губа прямая; центральная лопасть нижней губы выпуклая или плоская, выемчатая; тычинки короче венчика, нити параллельные, восходящие под верхней губой; пыльники гладкие, расходящиеся под прямым углом. Эремы продолговатые, сетчато-морщинистые, голые; рубчик базальный, округлый, окруженный складкой перикарпия. Многолетние корневищные травы с ползучими укореняющимися вегетативными и восходящими генеративными побегами; листья цельные. 2n=18, 24, 36.

Виды: *G. longituba* (Nakai) Kupr. (=*G.grandis* Kupr., *G.sinograndis* C.Y.Wu), *G.biondiana* (Diels) C.Y.Wu et C.Chen, *G.hirsuta* Waldst. et Kit., *G.hederacea* L.

Род *Drepanocaryum* Pojark. 1954, Фл. СССР, 20 : 516.

Тип: *D.sewerzowii* (Regel) Pojark.

Полузонтики расставленные. Чашечка трубчатая, неясно двугубая; трубка прямая или слабо согнутая, в основании косо вздутая, изнутри голая, в зеве скошенная, между зубцами без желваков; зубцы треугольно-ланцетные, острые или заостренные; венчик голубовато-сиреневый; трубка короче чашечки, к отгибу более или менее резко расширенная; верхняя губа прямая, центральная лопасть нижней губы широкообратнояйцевидная, плоская или слабо выпуклая, выемчатая; тычинки короче венчика; нити параллельные, восходящие под верхней губой; гнезда пыльников расходящиеся на 180°, гладкие. Эремы дугообразно изогнутые, крупно бугорчатые, го-

[1]Лектотипы родов приведены по «Index...» (Farr et al., 1979), если это отдельно не оговорено.

лые; рубчик латеральный, эллиптический. Однолетники с прямыми стеблями и цельными листьями.

Монотипный род.

Род *Drepanocaryum* был выделен А.И.Поярковой (1954) в монотипное подсем. *Drepanocaryoideae* Pojark. на основании своеобразных плодов. Основными диагностическими признаками этого подсемейства являлись базально-вентральное прикрепление орешков, согнутых по продольной оси и имеющих площадку для прикрепления, занимающую всю брюшную сторону, а также наличие 4 крупных выростов диска. Однако в работах последующих авторов это подсемейство не было принято [за исключением сводки Wu и Li (1982)]. *D.sewerzowii* (изначально описанный как вид рода *Nepeta*) отличается согнутыми эремами, а по остальным морфологическим признакам (жизненной форме, форме листьев, соцветия, венчика, а также по деталям строения тычинок и характеру поверхности эрем) очень близок к однолетникам *Nepeta micrantha* Bunge и *N.saccharata* Bunge из секции *Micranthae* (Boiss.) Pojark. Форма диска у этого вида принципиально не отличается от формы диска у остальных котовниковых. В связи с этим выделение *Drepanocaryum* в самостоятельное подсемейство и сближение его с подсем. *Ajugoideae* нам представляется излишним.

Род *Marmoritis* Benth. 1833, in Hook. Bot. Misc. 3 : 377; Hedge, 1990, Fl. Pakist. 192 : 119. — *Phyllophyton* Kudo, 1929, Mem. Fac. Sci. Agr. Taihoku Univ. 2, 2 : 225. — *Pseudolophanthus* Levin, 1941, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер.1, 5 : 94. — *Glechoma* auct. non L.: Press, 1982, in Hara et al., Enum. Fl. Pl. Nepal. 3 : 154.

Тип: *M.rotundifolia* Benth.

Ложные мутовки пазушные, сближенные. Чашечка трубчато-колокольчатая, неясно двугубая; трубка прямая или слабо согнутая, изнутри с кольцом волосков или голая, в зеве скошенная; между зубцами без желваков; зубцы треугольно-яйцевидные, ланцетные или треугольно-ланцетные, острые; венчик сине-фиолетовый, красноватый или палевый; трубка длиннее чашечки, к отгибу постепенно расширенная, скрученная на 180° или нет; верхняя губа прямая, центральная лопасть нижней губы продолговатая или округлая, цельнокрайная или неглубоко выемчатая, выпуклая; все тычинки или задние длиннее венчика, или все короче венчика; нити параллельные, прямостоячие или восходящие под верхней губой; гнезда пыльников гладкие, расходящиеся под углом 90° или параллельные. Эремы продолговатые, морщинистые, голые; рубчик латеральный, дугообразный. Многолетние травы с восходящими стеблями; листья цельные.

Виды: ***M.pharica* (Prain) A.Budantz. comb.nov.** (*Nepeta pharica* Prain, 1890, Journ. As. Soc. Bengal. 59 : 306, = *Nepeta decolorans* Hemsl.), ***M.complanata* (Dunn) A.Budantz. comb.nov.** (*Nepeta complanata* Dunn, 1913, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 37 : 122), *M.rotundifolia* Benth., *M.nivalis* (Jacq. ex Benth.) Hedge.

Род *Marmoritis*, более известный в литературе под названиями *Phyllophyton* и *Pseudolophanthus*, рассматривается здесь в широком объеме по сравнению с таковым, принятым в монографии Э.Г.Левина (1941). Помимо видов, приведенных Левиным (*Pseudolophanthus nivalis* (Jacq. ex Benth.) Levin, *P. complanatus* (Dunn) Levin и *P.decolorans* (Hemsl.) Levin), в состав рода *Marmoritis* включены *Nepeta pharica* Prain и *N.thibetica* Jacq. ex Benth. (= *Marmoritis rotundifolia*), которые Briquet (1896), W.Turrill (1920) и Левин считали видами рода *Glechoma*. В отличие от видов *Pseudolophanthus* у *Glechoma thibetica* (Jacq. ex Benth.) Briq. кольцо волосков внутри трубки чашечки отсутствует или слабо развито, а для *G.pharica* (Prain) Turrill не характерна скрученность трубки венчика. Целесообразность расширения границ рода *Pseudolophanthus* была обоснована Л.А.Куприяновой (1948), позднее эта точка зрения была принята О.В.Черневой (1970), Wu, Chen (1977c) и Hedge (1990). Таким образом, в роде *Glechoma* остались мезофильные, главным образом неморальные виды, родственные *G.longituba* и *G.hederacea*. Следует отметить, что скрученность трубки венчика не является выдержанным признаком для некоторых видов *Marmoritis*,

поскольку, например, наряду с нормальными у *M.rotundifolia* и *M.nivalis* часто встречаются венчики, у которых верхняя и нижняя губы повернуты на 180°. В связи с этим, а также с учетом морфологического сходства *G.thibetica* и *G.pharica* с видами *Marmoritis* по другим признакам, сходства их географического распространения и характера местообитаний мы согласны с мнением Куприяновой и других авторов о включении этих видов в состав рода *Marmoritis*.

Род *Hymenocrater* Fisch. et Mey. 1835, Index Sem. Hort. Bot. Petropol. 2 : 39; Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 406; Bunge, 1873, Mém. Acad. Sci. Pétersb. sér.7, 21, 1: 60; Briq. 1896, in Engler und Prantl, Die natürl. Pflanzenfam. 4, 3a : 240; Rech.f.1982, Fl. Iran. 150 : 329. — *Sestinia* Boiss. 1844, Diagn. Pl. Or. Nov. ser. 1, 5 : 40.

Тип: *H.bituminosus* Fisch. et Mey.

Полузонтики или ложные мутовки расставленные или сближенные, образующие кистевидные или колосовидные соцветия. Чашечка в начале цветения колокольчатая, к концу цветения широковоронковидная, неясно двугубая; трубка прямая или согнутая, изнутри с кольцом волосков, в зеве прямая или слабо скошенная, между зубцами без желваков; зубцы в начале цветения от ланцетных до эллиптических, к концу цветения, как правило, разрастающиеся до широкояйцевидных, закругленные, острые или заостренные; венчик сине-фиолетовый; трубка длиннее чашечки, к отгибу постепенно расширенная, иногда скрученная на 180°; верхняя губа прямая, центральная лопасть нижней губы плоская или слабо вогнутая, волнистая; тычинки короче или длиннее венчика, восходящие под верхней губой или прямостоячие; гнезда пыльников гладкие, расходящиеся на 180°. Эремы эллиптические или продолговатые, бугорчатые или сетчатые, голые; рубчик латеральный, дугообразный. Полукустарнички или высокоодревесневающие травы с прямыми побегами; листья цельные. 2n=18.

Виды: *H.longiflorus* Benth., *H.incanus* Bunge, *H.elegans* Bunge, *H.platystegius* Rech.f., *H.oxyodontus* Rech.f., *H.yazdianus* Rech.f., *H.bituminosus* Fisch.et Mey. — subsp. *bituminosus*, **subsp.*calycinus* (Boiss.) A.Budantz. comb. nov.** (*Sestinia calycina* Boiss. 1844, Diagn. Pl. Or. Nov. ser. 1,5 : 40), *H.sessilifolius* Benth. (= *H.incisodentatus* Boriss., *H.adenothrix* Rech.f.), *H.altimuranus* Rech.f.

Род *Hymenocrater* был описан по материалам, собранным Шовицем в Северном Иране и выращенным в Ботаническом саду Санкт-Петербурга. От остальных родов трибы *Nepeteae* Benth. виды рода *Hymenocrater* легко отличаются разрастающимися в процессе цветения долями чашечки, которые достигают у некоторых его представителей 7—10 мм шир. Ареал рода ограничен на западе Восточной Анатолией и Курдистаном, а на востоке — западными районами Пакистана. Большинство видов распространено на территории Иранского нагорья.

Единственная попытка классификации видов этого рода принадлежит C.Jaubert и E.Spach (1853—1857), согласно которой виды рода составляли 3 секции и, к сожалению, не имели названий. В первую секцию входили *H.bituminosus, H.aucheri* Jaub. et Spach, *H.secundiflorus* Jaub. et Spach и *H.calycinus*. Вторую секцию составил *H.sessilifolius*, а третью — *H.longiflorus*. Последние 2 секции были выделены на основании диагностических признаков составляющих их видов, а при выделении первой секции использовались такие признаки, как характер опушения, форма листьев и число цветков в полузонтиках.

Дальнейшая история систематики рода *Hymenocrater* связана с именем Bunge (1873a), в монографии которого, посвященной губоцветным Ирана, приведены 10 видов *Hymenocrater*, из которых 5 было описано Bunge впервые (*H.pallens, H.macrophyllus, H.paniculatus, H.elegans* и *H.incanus*), а также диагностические признаки неопубликованного ранее вида *H.haussknechtii* Boiss. et Reuter ex Bunge. Кроме того, Bunge подчеркнул и разную степень дифференциации видов этого рода, отметив, с одной стороны, морфологическую обособленность *H.incanus*, а с другой — близость к *H.bituminosus* (в синонимах которого оказались *H.aucheri* и *H.secundiflorus*),

H.calycinus и *H.pallens*. Такой состав рода почти в неизмененном виде был принят E.Boissier (1879) во «Flora Orientalis», где лишь *H.haussknechtii* отнесен в синонимы *H.longiflorus* Benth.

В обработке рода *Hymenocrater* для «Flora Iranica» (Rechinger, 1982) объем его незначительно увеличился (до 11 видов), однако состав претерпел заметные изменения. Вновь было описано 4 вида (*H.altimuranus* Rech.f., *H.adenothrix* Rech.f., *H.yazdianus* Rech.f. и *H.oxyodontus* Rech.f.), а такие виды, как *H.pallens*, *H.paniculatus* и *H.macrophyllus*, оказались синонимами соответственно *H.bituminosus, H.elegans* и *H.calycinus*.

Виды рода *Hymenocrater* составляют, на наш взгляд, несколько групп родства. В большей степени обособлены *H.longiflorus*, который отличается крупным венчиком с выставляющимися из него тычинками, густо сероопушенный с относительно узкими долями чашечки *H.incanus* и *H.altimuranus*, для которого характерны треугольные зубцы чашечки. Последний, по мнению Rechinger (1982), возможно, имеет гибридное происхождение с участием *H.sessilifolius* и *Lophanthus pinetorum* Aith. et Hemsl. Остальные виды сконцентрированы вокруг близких в свою очередь видов *Hymenocrater bituminosus* (*H.sessilifolius* и *H.oxyodontus*) и *H.elegans* (*H.yazdianus* и *H.platystegius*), которые отличаются от видов, близких к *H.bituminosus* листьями и чашечкой, опушенными простыми и железистыми волосками.

Наличие ряда общих признаков как с видами рода *Lophanthus* Adans. (кольцо волосков внутри трубки чашечки, скрученность трубки венчика), так и с видами рода *Nepeta* L. (форма губ венчика, расходящиеся гнезда пыльников, характер соцветий) дает основание предполагать, что *Hymenocrater* и *Lophanthus* являются остатками относительно древней ветви трибы *Nepeteae*, наиболее разнообразно представленной на востоке Древнего Средиземья, но в значительной степени видоизмененной в более позднее время в результате процессов гибридизации с разными группами *Nepeta*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Билимович О.Ф. Значение анатомии околоплодника *Labiatae* для их систематики // Тр. Воронежск. гос. ун-та. 1935. Т. 7. С. 21—84. — *Борзова И.А.* К вопросу о происхождении шестибороздного типа пыльцы у Губоцветных // ДАН СССР. 1960. Т. 133. № 6. С. 1456—1467. — *Буданцев А.Л., Шаварда А.Л.* Ботанико-географические особенности змееголовника узловатого (*Dracocephalum nodulosum* Rupr.) и состав его эфирного масла // Рациональное использование растительных ресурсов Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1986. С. 90—92. — *Зоз И.Г., Литвиненко В.И.* О расчленении семейства *Lamiaceae* Juss. на естественные группы // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 7. С. 989—997. — *Куприянова Л.А.* О роде *Glechoma* L. и его видах // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 2. С. 230—238. — *Левин Э.Г.* Род *Lophanthus* Benth. и его аналог *Pseudolophanthus* Levin // Тр. БИН АН СССР. 1941. Сер. 1. Вып. 5. С. 256—318. — *Новицкая Г.В., Криштопа В.И.* Изучение состава жирных кислот масел некоторых видов семейства губоцветных в связи с их систематическим положением // Раст. ресурсы. 1971. Т. 7. Вып. 1. С. 32—40. — *Пожидаев А.Е.* Строение экзины пыльцевых зерен семейства *Lamiaceae* // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1410—1421. — *Пожидаев А.Е.* К вопросу о происхождении трех- и шестибороздных пыльцевых зерен в семействе *Lamiaceae* // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 832—835. — *Пояркова А.И.* Подсемейство *Drepanocaryoideae* Pojark. // Флора СССР. М.; Л.: Наука, 1954. Т. 20. С. 227—231. — *Флора* СССР. М.;Л.: Наука, 1954. Т. 20. 555 с.; Т. 21. 704 с. — *Чернева О.В.* Сем. *Labiatae* Juss. // Растения Центральной Азии. Л.: Наука, 1970. Вып. 5. С. 9—96. — *Шнеер В.С., Кутявина Н.Г.* О серологическом сходстве *Hypogomphia turkestana* и членов подтрибы *Lamiinae* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 3. С. 54—60. — *Bentham G.* Labiatarum genera et species. London, 1832—1836. 783 + LXVIII p. — *Bentham G.* *Labiatae* // A.DeCandolle. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1848. Vol. 12. P. 27—603. — *Bentham G., Hooker J.* Genera Plantarum. Vol. 2. London, 1873—1876. 1279 p. — *Boissier E.* Flora Orientalis. Vol. 4. Genevae; Basilieae, 1879. 1276 p. — *Briquet J.* *Labiatae* // A.Engler, K.Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1895—1897. Bd 4. Abt. 3a. S. 183—375. — *Bunge A.* *Labiatae* Persicae // Mém.

Acad. Sci. Pétersb. 1873a. Sér. 7. T. 21. N 1. P. 3—84. — *Bunge A. Hypogomphia*, eine neue Labiaten Gattung aus Taschkent // Bull. Acad. Sci. Petersb. 1873b. Ser. 7. T. 18. S. 28—30. — *Cantino P.D., Sanders R.W.* Subfamilial classification of *Labiatae* // Syst. Bot. 1986. Vol. 11. N 1. P. 163—185. — *Dunn S.T.* A key to the *Labiatae* of China // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1915. Vol. 6. P. 127—208. — *El-Gazzar A., Watson L.* A taxonomic study of *Labiatae* and related genera // New Phytol. 1970. Vol. 69. N 2. P. 451—486. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. IV. *Labiatae, Verbenaceae* and *Avicenniaceae* // Svensk Bot. Tidsskr. 1945. Bd 39. S. 279—285. — *Farr E.R., Leussink J.A., Stafleu F.A.* Index nominorum genericorum (Plantarum). Bonn; Scheltema; Holkema, 1979. 1896 p. — *Flora* Reipublicae Popularis Sinicae. Peking, 1977. T. 65 (1). 652 p.; T. 66. 650 p. — *Handel-Mazzetti H.* Plantae novae Sinensis, diagnostibus brevibus descriptae // Anzeig. Akad. Wiss. (Wien). 1925. Jahrg. 62. S. 234—242. — *Handel-Mazzetti H.* Symbolae Sinicae. Wien. 1936. Teil. 7. Lief. 4. S. 731—1186. — *Hedge I.C.* Studies in the flora of Afghanistan. VI. *Labiatae* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1967. Vol. 27. N 2. P. 149—173. — *Hedge I.C. Labiatae* // Flora of Pakistan. Edinburgh, 1990. N 192. P. 1—310. — *Hemsley W.B. Labiatae* // F.B.Forbes, W.B.Hemsley. An enumeration af all the plants known from China proper, Formosa, Hainan, Korea, the Luchu Archipelago, and the Island of Honkong // Journ. Linn. Soc. London (Bot.). 1890. Vol. 26. P. 266—315. — *Jaubert C., Spach E.* Illustrations plantarum orientalium. Vol. 5. Parisiis, 1853—1857. 116 p. — *Kooiman P.T.* The occurrence of iridoid glycosides in the *Labiatae* // Acta Bot. Neerl. 1972. Vol. 21. N 4. P. 417—427. — *Kudo Y.* Labiatarum Sino-Japonicarum prodromus // Mem. Fac. Sci. Agr. Taihoku Univ. 1929. Vol. 1. P. 37—332. — *Kudo Y.* Materials for a flora of Formosa. 1 // Journ. Soc. Trop. Agr. 1930. Vol. 2. P. 145—149. — *Leitner J.* Ein Beitrag zur Kenntnis der Pollenkörner der *Labiatae* // österr. Bot. Zeitschr. 1942. Bd 91. H. 29. S. 29—40. — *Léveillé H.* Decades plantarum novarum. XL—XLII // Feddes Repert. 1910. Bd 8. H. 182/184. S. 421—426. — *Léveillé H.* Decades plantarum novarum. LII—LIII // Feddes Repert. 1911. Bd 9. H. 16/18. S. 245—247. — *Makino T.* Contributions to the study of the flora of Japan. XV // Bot. Mag. (Tokyo). 1899. Vol. 13. P. 158—162. — *Makino T.* Observations on the flora of Japan // Bot. Mag. (Tokyo). 1913. Vol. 27. P. 150—154. — *Martin A.C.* The comparative internal morphology of seeds // Amer. Midl. Naturalist. 1946. Vol. 36. P. 513—660. — *Rechinger K.H. Hymenocrater* // Flora Iranica. Graz. 1982. N 150. P. 239—250. — *Schnarf K.* Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten // Denkschr. Akad. Wiss. Wien: Math.-Naturw. Kl., 1917. Bd 94. S. 1—66. — *Turrill W.B. Glechoma hederacea* L., and its subdivisions // The Secretary's report of the Bot. Soc. and Exchange club of the Brit. Isles, 1920. P. 658—664. — *Vaniot M.E.* Plantae Bodinierianae Faurieanae et Cavalerienses Labices // Bull. Acad. Int. Geogr. Bot. 1904. Ser. 3. N 183. P. 165—192. — *Wu C.Y.* Revisio Labiatarum Sinensium // Acta Phytotax. Sin. 1959. Vol. 8. N 1. P. 1—67. — *Wu C.Y., Li H.W.* Some explanations of the volumes 65(2) and 66 of flora Reipublicae Popularis Sinicae (*Labiatae*) // Acta Bot. Yunn. 1980. Vol. 2. N 2. P. 235—239. — *Wu C.Y., Li H.W.* On the evolution and distribution in *Labiatae* // Acta Bot. Yunn. 1982. Vol. 4. N 2. P. 97—118. — *Wu C.Y., Chen Ch. Suzukia* Kudo // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Pekin, 1977a. T. 65 (2). P. 325—328. — *Wu C.Y., Chen Ch. Meehania* Britt. // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Pekin, 1977b. T. 65 (2). P. 334—344. — *Wu C.Y., Chen Ch. Phyllophyton* Kudo // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Pekin, 1977c. T. 65 (2). P. 328—334. — *Wunderlich R.* Ein Vorschlag zu einer natürlichen Gliederung der Labiaten auf Grund der Pollenkörner, der Samenentwicklung und des reifen Samens // österr. Bot. Zeitschr. 1967. Bd 114. H. 4-5. S. 383—483.

Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 VII 1992

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(571.63)

Т.И.Нечаева

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ДЛЯ ФЛОРЫ ПРИМОРСКОГО КРАЯ АДВЕНТИВНЫЕ РАСТЕНИЯ

T.I.NECHAEVA. NEW AND RARE FOR THE FLORA OF THE PRIMORYE REGION ADVENTITIOUS PLANTS

Сообщается о 18 новых и редких для Приморского края видах растений, из которых *Althaea officinalis*, *Diplotaxis viminea*, *Erucastrum armoracioides*, *Euphorbia lucida*, *Iberis amara*, *Lysimachia nummularia*, *Solanum dulcamara* указываются впервые для флоры Дальнего Востока России.

В результате исследований в Приморском крае выявлены новые адвентивные растения и местонахождения редких заносных видов. Сведения об этих растениях приведены далее (все виды, за исключением первого, собраны автором).

Althaea officinalis L. Анучинский р-н, с. Варваровка, на пустыре, 16 VIII 1972, коллектор неизвестен. Новые род и вид для флоры российского Дальнего Востока. Собрано несколько экземпляров, однако повторных сборов до сих пор не было.

Brassica nigra (L.) Koch. Г. Владивосток, на насыпи ж.-д. путей между п. 12-й километр и ст. Вторая Речка, 16 VIII 1990. Опр. В.Дорофеев. Вид ранее был собран нами и отмечался для г. Владивостока (Нечаева, 1984), однако в сводку «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (Беркутенко, 1988) не вошел. Встречаются единичные экземпляры, хорошо цветущие и плодоносящие.

Diplotaxis viminea (L.) DC. Ст. Находка, на ж.-д. полотне, 20 IX 1990. Опр. В.Дорофеев. Новые род и вид для флоры российского Дальнего Востока. Обнаружено около 10 плодущих экземпляров.

Erucastrum armoracioides (Czern. ex Turcz.) Cruchet. Г. Уссурийск, на ж.-д. полотне, 20 VI 1990; окр. г. Владивостока, ст. Весенняя, 28 VII 1990. Опр. В.Дорофеев. Новый вид для флоры российского Дальнего Востока. Относительно редок. Степной вид, встречающийся как заносное растение и в более северных районах (Тверской, Ленинградской и Московской областях) (Игнатов и др., 1990).

Euphorbia lucida Waldst. et Kit. Окр. г. Владивостока, ст. Весенняя, на ж.-д. насыпи, 20 VIII 1988; ст. Угольная, 24 VIII 1988. Опр. М.С.Игнатов. Новый вид для флоры Дальнего Востока. Обнаружен в значительном количестве и на прилежащем к железной дороге лугу. Хорошо размножается, увеличивает занимаемые площади, в чем мы убедились, посетив упомянутые места в 1991 г.

E. lucida — западноевропейский вид, который известен также из Западной Сибири (окр. г. Тюмени), где, возможно, его следует считать адвентивным. Отличается от близкого дальневосточного вида *E. mandshurica* Maxim. более мощным стеблем (до 1 м), густо облиственным по всей длине, и более длинными рожками нектарников.

Helianthus laetiflorus Pers. Ст. Находка, на ж.-д. полотне, 20 IX 1990. Опр. М.С.Игнатов. Обнаружена небольшая популяция хорошо цветущих растений. Известен из г. Хабаровска (Ворошилов, 1985; Игнатов, 1986). Для флоры Приморья это заносное американское растение отмечается впервые.

Iberis amara L. Г. Находка, ст. Бархатная, на ж.-д. полотне, 3 VII 1990. Вероятно, это вид, «ушедший» из культуры.

Lapsana communis L. Ст. Находка, в травостое на полотне запасных ж.-д. путей, 10 VIII 1990. Сборы из Приморья до сих пор отсутствовали. Растения обильно плодоносили.

Lysimachia nummularia L. Окр. г. Владивостока, у экологической тропы в Ботаническом саду Дальневосточного отделения РАН, 20 VIII 1990. Опр. В.Д.Бочкин. Новый вид для флоры Дальнего Востока. Растение лесных и лесостепных районов европейской части России и степного Крыма.

Nepeta cataria L. Пограничный р-н, с. Сергеевка, на мусорном месте, 17 VIII 1990; г. Владивосток, пр. Столетия Владивостока, близ дома № 111, 9 IX 1990; там же, ул. Дзержинского, близ тротуара, 20 IX 1990. Известны старые сборы растения (1924 и 1926 г. из окр. оз. Ханка).

Parthenocissus quinquefolia (L.) Planch. Окр. г. Владивостока, ст. Океанская, в переулке, ведущем к железной дороге) VII 1989. Опр.М.С.Игнатов. Вид, «ушедший» из культуры. Новый вид для флоры Дальнего Востока.

Puccinellia tenuiflora (Griseb.; Scribn. et Merr. Г. Находка, ст. Бархатная, на ж.-д. полотне, 3 VII 1990. Опр. Н.Н.Цвелев. Редкий вид, известный до сих пор по нашим сборам (1977 г., 5 из г. Владивостока.

P. tenuissima Litv. ex V. Krecz. Хасанский р-н, с. Рязановка, на пустыре близ разрушенных домов, 8 VII 1989. Опр. Н.С.Пробатова. Ранее вид был известен из г. Владивостока (Нечаева, 1976, 1984; Воробьев, 1982; Пробатова, 1985).

Saussurea amara (L.) DC. Пограничный район, пос. Пограничный, на ж.-д. полотне, 17 VIII 1990. Одна небольшая куртина. Ранее растение было собрано в г. Владивостоке (Нечаева, 1984).

Sisymbrium wolgense Bieb. ex Fourn. Г. Уссурийск, на ж.-д. насыпи, 20 VI 1989; окр. г. Владивостока, ст. Угольная, на ж.-д. полотне, 20 VI 1989; окр. г. Владивостока, ст. Угольная, на ж.-д. полотне, 22 VI 1989; ст. Океанская, на ж.-д. полотне, 2 VII 1989; ст. Амурский залив, на ж.-д. полотне, 4 VIII 1991; г. Находка, ст. Бархатная, на ж.-д. полотне, 27 VI 1989. Неоднократно наблюдался нами в г. Владивостоке, у ст. Первая Речка и у п. 12-й километр на ж.-д. полотне. В названных местах растение стало массовым. Отмечалось ранее во флористических сводках (Нечаева, 1984; Ворошилов, 1985); в «Сосудистых растениях...» (1988) упоминается только в примечаниях. В местах сбора растения обильно цвели, но плодоносили крайне редко. Размножается вегетативным путем, занимая большие площади.

Solanum dulcamara L. Ст. Находка, на полотне запасных ж.-д. путей, 3 VII 1990. Обнаружен большой куст в стадии вегетации. Новый вид для флоры Дальнего Востока.

Strigosella africana (L.) Botsch. Ст. Находка, на ж.-д. полотне, 3 VII 1990. Опр. В.Дорофеев. Встречены единичные экземпляры. Ранее был собран нами в г. Владивостоке (Нечаева, 1984); в сводку «Сосудистые растения...» (Беркутенко, 1988) не включен.

Viola arvensis Murr. Ст. Находка, в травостое на полотне ж.-д. путей, 19 VIII 1990. Редкое на Дальнем Востоке заносное растение.

Указанные образцы переданы в Гербарий Главного ботанического сада РАН (МНА).

Автор глубоко благодарен всем сотрудникам, оказавшим помощь в определении растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беркутенко А.Н. Сем. *Brassicaceae* Burnett. (*Cruciferae* Juss.) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1988. Т. 3. С. 38—115. — *Воробьев Д.П.* Определитель сосудистых растений окрестностей Владивостока. Л.: Наука, 1982. 254 с. —

Ворошилов В.Н. Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М.: Наука, 1985. С. 139—200. — *Игнатов М.С.* Дополнения к адвентивной флоре Дальнего Востока // Бот. журн. 1986. Т. 31. № 8. С. 1130—1135. — *Игнатов М.С., Макаров В.В., Чичев А.В.* Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. М.: Наука, 1990. С. 5—105. — *Нечаева Т.И.* К познанию адвентивной флоры Владивостока // Бюл. Гл. бот. сада. 1976. Вып. 102. С. 40—44. — *Нечаева Т.И.* Адвентивная флора Приморского края // Комаровские чтения. Владивосток, 1984. Вып. 31. С. 46—88. — *Пробатова Н.С.* Сем. *Poaceae* Barnh. (*Gramineae* Juss.) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1985. Т. 3. С. 89—362.

Дальневосточный государственный университет
Владивосток

Получено 18 IX 1991

УДК 581.9 (-925.17)

Е.А.Чубарь

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ ОСТРОВОВ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО МОРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

E.A.TSCHUBAR. A SUPPLEMENT TO THE FLORA OF ISLANDS OF THE FAR EAST MARINE RESERVE

Сообщается о 22 новых видах для флоры островов Дальневосточного государственного морского заповедника.

При ревизии флоры островов Дальневосточного государственного морского заповедника в 1987—1991 гг. был обнаружен 51 вид высших сосудистых растений, не отмеченных для заповедника ранее (Куренцова, 1981; Горовой, Бойко, 1981; Селедец, Пробатова, 1981). Сюда вошли представители 2 новых семейств (*Callitrichaceae, Trapaceae*) и 19 родов (*Bunias, Callitriche, Chamomilla, Capsella, Conioselinum, Cyperus, Echinochloa, Eryophorum, Galinsoga, Halenia, Leonurus, Phalaroides, Phyllospadix, Pleurospermum, Pycreus, Serratula, Sorbaria, Thladiantha, Trapa*). Из 51 вида 14 — заносные, остальные — автохтонные. 29 видов из 51 опубликовано (Чубарь, 1991). Приводимые далее виды, за исключением одного, собраны автором. Семейства и виды расположены в алфавитном порядке; их латинские названия даны согласно «Флоре СССР» (1934—1964) с учетом последних изменений и дополнений (Черепанов, 1981; Сосудистые растения ..., 1985, 1987—1989).

Apiaceae

1. *Conioselinum chinense* (L.) Britt., Sterns et Pogg. О-в Фуругельма, западное побережье, распадок, в зарослях кустарников, 17 VIII 1989. Всего около 10 растений.

2. *Pleurospermum uralense* Hoffm. (*P.camtschaticum* Hoffm.). О-в Большой Пелис, северная половина острова, дубово-липовый лес с грабом, 17 VI 1991. Отдельные экземпляры.

Brassicaceae

3. *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. О-в Большой Пелис, склон морской террасы над бухтой Молчанского, разнотравно-злаковый луг с полынью Гмелина, 17 VI 1991; о-в Фуругельма, восточное побережье, птичий базар, 31 VIII 1991. Отдельные экземпляры. Занос.

Callitrichaceae

4. *Callitriche verna* L. О-в Большой Пелис, на мелководьях пресного озера, 16 VI 1991. Небольшими группами.

Cyperaceae

5. *Carex jankowskii* Gorodk. О-в Фуругельма, широколиственный лес, мочажина, 10 V 1990. Редко.
6. *C.laevissima* Nakai. О-в Фуругельма, на гарях и вдоль дорог в зарослях полыни Гмелина, 18 VI 1989, 10 V 1991. Редко.
7. *C.longirostrata* C.A.Mey. О-в Фуругельма, в редколесьях дуба монгольского, 10 V 1990. Редко.
8. *C.planiculmis* Kom. О-в Фуругельма, западное побережье, на берегу ключа, 17 VI 1989. Редко.
9. *C.pseudosabynensis* (Egor.) A.E.Kozhevnikov (*C.umbrosa* Host subsp. *pseudosabynensis* Egor.). О-в Фуругельма, склон хребта, дубняк. 9 V 1990. Редко.
10. *C.raddei* Kük. О-в Фуругельма, западное побережье, на берегу ключа. 1 VIII 1989. Редко.
11. *C.remotiuskula* Wahlenb. О-в Большой Пелис, широколиственный лес, среди камней, 14 VI 1991. Редко.
12. *C.vesicata* Meinsh. О-в Фуругельма, западное побережье, близ устья ключа, 26 VII 1988; о-в Большой Пелис, по берегам пресноводного озера, 16 VI 1991. Нечасто.
13. *Cyperus amuricus* Maxim. О-в Фуругельма, восточное побережье, птичий базар, 31 VIII 1991. Занос?
14. *Eleocharis ussuriensis* Zinserl. О-в Большой Пелис, на мелководьях и по берегам пресного озера, 13 VI 1991. Нечасто.
15. *Eryophorum komarovii* V.Vassil. О-в Большой Пелис, северная половина острова, травяное болотце в истоках ключа, 17 VI 1991. Только в указанном месте.
16. *Scirpus asiaticus* Beetle. О-в Фуругельма, по берегам ключей и на сырых лугах, 1 IX 1989, 29 VIII 1991. Нечасто.

Gentianaceae

17. *Gentiana squarrosa* Ledeb. О-в Фуругельма, склон хребта, сухой разнотравно-злаковый луг, 15 VI 1989. Редко.
18. *G.triflora* Pall. О-в Фуругельма, долина ключа, впадающего в бухту Северную, сырой луг, 4 IX 1991. Редко.

Poaceae

19. *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv. О-в Фуругельма, восточное побережье, птичий базар, 31 VIII 1991. Занос.
20. *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert (*Digraphis arundinaceae* (L.) Trin.). О-в Фуругельма, западное побережье, склон морской террасы, в зарослях полыни Гмелина, 28 VIII 1991. Редко.

Primulaceae

21. *Primula macrocalyx* Bunge. О-в Фуругельма, западный склон хребта, на опушке дубняка в окрестностях старой заставы, 26 V 1991, А.В.Озолиньш. Культурное?

Rosaceae

22. *Potentilla centigrana* Maxim. О-в Большой Пелис, северная половина острова, широколиственный лес, сырая поляна, 17 VI 1991. Только в указанном месте.

Определение растений проводилось в Лаборатории морских и островных сообществ ДВГМЗ, правильность определения проверена в Дальневосточном региональном гербарии (VLA, г.Владивосток).

При определении растений оказывали помощь Н.С.Пробатова (*Poaceae*) и А.Е.Кожевников (*Cyperaceae*), за что выражаю им глубокую признательность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горовой П.Г., Бойко Э.В. Конспект флоры острова Фуругельма // Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: Изд-во Ин-та биологии моря, 1981. С. 62—80. — *Куренцова Г.Э.* Сосудистые растения островов Дальневосточного государственного морского заповедника // Там же. С. 34—61. — *Селедец В.П., Пробатова Н.С.* Дополнение к флоре островов Дальневосточного государственного морского заповедника // Там же. С. 81—91. — *Сосудистые* растения советского Дальнего Востока / Под ред. С.С.Харкевича. Л.: Наука, 1985, 1987—1989. Т. 1—4. — *Флора* СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934—1964. Т. 1—30. — *Черепанов С.К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Чубарь Е.А.* Новые виды для флоры островов Дальневосточного морского заповедника // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1620—1622.

Институт биологии моря ДВО РАН
Владивосток

Получено 26 II 1992

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 581.526.523 : (470.32)

А.Я.Григорьевская

О ФРАГМЕНТАХ ПУСТЫННО-СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ЦЕНТРАЛЬНО-ЧЕРНОЗЕМНОМ РАЙОНЕ

A.Ya.GRIGORIEVSKAYA. ON FRAGMENTS OF DESERT-STEPPE VEGETATION IN THE CENTRAL CHERNOZEM REGION

Приведены данные о пустынно-степных сообществах в Центрально-Черноземном районе, обитающих на сыпучих песках, в засоленных пойменных и водораздельных экотопах, на хрящеватых почвах, сформированных на ожелезненных песках и песчаниках. Поставлен вопрос об охране этих растительных сообществ.

Природа Центрально-Черноземного района (ЦЧР) богата разнообразными сочетаниями растительных сообществ. Еще А.Н.Краснов (1888) и Д.И.Литвинов (1890) отмечали сходство и возможную историческую связь растительности ландшафтов ЦЧР и альпийских лугов. В литературе, посвященной этому вопросу, описано многообразие ландшафтов и растительных сообществ, отражающее сложность растительного покрова ЦЧР, обусловленную специфичным геолого-геоморфологическим строением региона и длительной историей развития. В растительном покрове содержатся флористические элементы, имеющие более южный ареал. Они появились в ЦЧР в различное время (Голицын, 1970).

Особый интерес представляют растительные сообщества-реликты существовавшей в прошлом в пределах ЦЧР «ксеротермической эпохи». Отдельные элементы этих сообществ встречаются даже в типичной лесостепи. Характеризуя видовой состав реликтовой флоры «Быковой шеи» — одного из урочищ заповедника «Галичья гора», С.В.Голицын выделяет особую группу растений, тесно связанную со склонами южной экспозиции: *Onosma simplicissima* L., *Clausia aprica* (Steph.) Korn., *Ephedra distachya* L., *Allium inaequale* Janka, *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *Artemisia sericea* Web. ex Stechm., *Crepis pannonica* (Jacq.) C.Koch, *Galatella angustissima* (Tausch) Novopokr., *Crinitaria villosa* (L.) Grossh. Анализируя состав флоры, он приходит к следующему выводу: «Крупная группа реликтовых растений Быковой шеи — неопровержимое свидетельство былого существования на Верхнем Дону климата, более жаркого и более сухого, чем современный ... Они пришли сюда, очевидно, еще раньше — в то время, когда в одну из эпох по спаде вод великого оледенения холодный и сравнительно влажный климат Средне-Русской возвышенности сменился более теплым и сухим» (Голицын, 1956 : 44). Более того, в южных и юго-восточных районах ЦЧР отмечаются сообщества, не типичные не только для лесостепи, но и для степной зоны. В частности, С.В.Голицыным и В.В.Матюшенко (1964) впервые на юге Богучарщины были обнаружены и описаны «полупустынные» фитоценозы. Авторы отмечают их фрагментарность, придающую сложный характер растительному покрову: «По своему сложению эти фитоценозы очень близки некоторым фитоценозам приволжской Волгоградчины и даже полупустынной зоны Казахстана» (Голицын, Ма-

тюшенко, 1964 : 16). Анализ ареалов видов данной флоры показывает их связь с «обширным ареалом от Ергеней на западе до Тургая и даже бассейна Среднего Иртыша на востоке» (Голицын, Матюшенко, 1964 : 16). Если следовать работе Б.А.Келлера (1923), то «к полупустынному типу должны быть отнесены ассоциации, в которых при общей разреженности, низкорослости, скудности травостоя, в котором весьма заметно участие однолетников, эфемеров и низших, наряду со злаками степного характера — *Festuca, Stipa, Koeleria* — большую роль играют такие сероватые или беловатые сухолюбивые полукустарники, как *Artemisia monogyna* Waldst.et Kit., *Kochia prostrata* (L.) Schrad.» (цит. по: Голицын, Матюшенко, 1964 : 19).

Все эти признаки свойственны не только пустынно-степному сообществу, описанному в 1964 г. в урочище «Новолипчанская Гора», но и сотням подобных в Кантемировском и Богучарском районах Воронежской обл., частично уже описанным В.Н.Двуреченским (1985). Литературные сведения о морфологической структуре этих фитоценозов дополнены материалами наших многократных посещений этих мест с 1983 по 1989 г. Сейчас, так же как и 20 лет назад, змеевковые, полынные, грудницевые, оносмовые, эфедровые, ромашниковые фитоценозы остаются малыми по площади и удельному весу. Эти сообщества связаны с той экологической средой, которая создается в останцово-водораздельном типе местности (Мильков, 1961) с хрящеватыми почвами на ожелезненных песках и щебнистых песчаниках с определенной степенью засоленности на юге ЦЧР. Анализ этих фитоценозов полностью подтверждает высказанное суждение и дает возможность проследить их смену от склона к плато. Фитоценозы склонов разной крутизны и экспозиции: Potentilla arenaria 2(10%)—Crinitaria villosa 3(10)—Ephedra distachya 3(30); Orthantha lutea 4(12)—Ephedra distachya 3(25%) сменяются на плато степными фитоценозами: Festuca valesiaca 2(14%)—Koeleria talievii 2(16) — Cleistogenes squarrosa 5(18); Festuca valesiaca 3(18)—Stipa capillata 2(20%).[1]

Основываясь на мнении Е.М.Лавренко (1981) и анализе набора таких сложных фитоценозов, можно предположить широкую миграцию степей на север в начале голоцена. В этих степях должны были быть обильными *Helictotrichon desertorum, Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng и еще ряд узколистных злаков. Такие фитоценозы сохранились в Богучарском и Кантемировском районах и по сей день.

Сейчас быстро идет изменение растительного покрова, и поэтому надо ставить вопрос о сохранении в первую очередь растительности урочища Новолипчанская Гора Богучарского р-на Воронежской обл. с богатым набором пустынно-степных сообществ. Необходимость этого обусловлена и тем, что уже имеющиеся, хотя и недостаточные сведения о растительности урочища должны послужить отправной точкой для изучения ее динамики. Можно также назвать урочище «Кущеватый шпиль» в балке «Семенов лог» в окр. пос. Кантемировка и останец «Великий» в 1 км к югу от урочища Кущеватого в Кантемировском р-не Воронежской обл., сведения о которых приведены Двуреченским (1985).

Другие пустынно-степные растительные сообщества отмечаются на сыпучих песках и супесях.

В ЦЧР песчаные субстраты широко распространены по надлуговым речным террасам. Подробную характеристику песков верхнего Дона приводит А.Г.Гаель (1930), среднего Дона — В.А.Дубянский (1949). Они подчеркивают значительное сходство растительности песков вдоль всего Дона, пересекающего разные ботанико-географические зоны. Давно известно, что песчаный субстрат нивелирует климатические различия. Растительность песков на юге носит степной, полупустынный и пустынный характер с южными элементами флоры, а на севере — лесостепной. По древнерусловым эоловым пескам юго-востока ЦЧР в окрестностях сел Березняки, Дедовка, Новый Лиман, Замостье Петропавловского р-на Воронежской обл. отмечаются фитоценозы с растениями южных ареалов. Песчаные бугры — «кучугуры», одиночные

[1] Первое число — обилие по Друде, второе (в скобках) — проективное покрытие.

дюны — «буруны» — неотъемлемая часть рельефа этих мест (Бережной, 1981). Для этого региона К.В.Скуфьин (1981) отмечал представителей энтомофауны из черноморско-казахстанских степей и полупустынь. Наше посещение этих мест в 1989 г. также позволяет подчеркнуть своеобразие растительности. Фитоценозы разрежены, имеют общее проективное покрытие от 25 до 30%. По сыпучим пескам фиолетовыми куртинами выступает *Thymus pallasianus* H. Br. с проективным покрытием 7—18%. Сплошные полосы по окраинам образует *Secale sylvestre* Host с проективным покрытием 12%, и по всей территории спорадически отмечается *Cleistogenes squarrosa* (2—4%). Из злаков в травостое доминируют *Koeleria glauca* (Spreng.) DC., *K.sabuletorum* (Domin.) Klok., *Festuca polesica* Zapal., *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, которые являются хорошими закрепителями песков. Повсеместно растет *Carex colchica* J. Gay (до 15%). Из других растений необходимо назвать *Erigeron podolicus* Bess. (редкий степной вид, встречается единично), *Digitaria ischaemum* (Schreb.) Muehl., *Mollugo cerviana* (L.) Ser., *Kochia laniflora* (S. G. Gmel.) Bord. (хороший закрепитель песков), *Dianthus squarrosus* Bieb., *Centaurea biebersteinii* DC., *Chondrilla juncea* L., *Eragrostis minor* Host, *Linaria genistifolia* (L.) Mill., *L. dulcis* Klok., *Achillea micrantha* Willd. Основные ареалы многих из этих видов связаны с Казахстаном и Приволжьем. Морфологическая структура растительности этих песков (разреженность, наличие южных элементов флоры), изолированность ареалов сообществ, приуроченность к древним ландшафтам ЦЧР служат факторами, позволяющими предположить существование этих сообществ с времен ксеротермической эпохи.

Песчаные террасы по левобережью р. Толучеевки в окр. с. Красноселовка, по р. Дон в окр. г. Павловска и по р. Битюг в окр. с. Верхний Мамон имеют однотипные с описанными травянистые сообщества, но отличаются большим обогащением лесостепными растениями и сомкнутостью травостоя до 50%.

Своеобразна растительность засоленных местообитаний, которые в ЦЧР отмечаются довольно часто, и водоразделов. По-видимому, галофитные фитоценозы связаны с казахстанско-среднеазиатскими пустынями и сформировались у нас в среднем голоцене (Крашенинников, 1954). В Липецкой обл. солоди западинных комплексов на фоне выщелоченных черноземов на водоразделах сконцентрированы в Чаплыгинском, Лебедянском, Добровском, Усманском и Добринском районах. В Добринском р-не по западинам широко развиты солонцы. Растительность их очень интересна и своеобразна, до сих пор плохо изучена и требует специального исследования. Нет подробной ее характеристики и в работе, посвященной растительному покрову Липецкой обл. (Камышев, Хмелев, 1972). Солонец у с. Добринка Липецкой обл. характеризуется наличием фитоценозов, состоящих из *Tripolium vulgare* Nees — 4(25%), *Limonium tomentellum* (Boiss.) O. Kuntze — 4(30), *Artemisia santonica* — 4(20), *Plantago salsa* Pall. — 5(15), *Atriplex littoralis* — 5(15), *Silaum silaus* (L.) Schinz et Thell. — 4(20%). По всей территории солонца растет *Taraxacum bessarabicum* (Hornem.) Hand.-Mazz. — 4(20%). Нахождение в этих сообществах *Artemisia santonica* позволяет думать, что они дожили до наших дней с ксеротермической эпохи и заходят севернее, чем это считалось ранее. По площади солонцы бывают больших размеров. Так, в 8 км к юго-западу от с. Талицкий Чамлык площадь солонца 542 га, между селами Паршиновка и Лебединка — 152, а в окр. с. Лебединка — около 200 га. Все они отличаются богатым набором галофитов. При посещении солонца в 3 км к востоку от с. Старый Курлак Аннинского р-на Воронежской обл. зафиксированы фитоценозы из *Plantago salsa* — 5(23%), *Artemisia santonica* — 5(30), *Scorzonera laciniata* L. — 3(15), *Juncus gerardii* Loisel. — 4(18%). По всей площади встречается *Cirsium esculentum* (Siev.) C.A. Mey.

Наиболее богаты наборы галофитных фитоценозов на пойменно-луговых солончаках и солонцах, которые находятся в окр. с. Волоконовка Кантемировского р-на Воронежской обл. и о которых писали Н.С.Камышев (1983), Камышев и К.Ф.Хмелев (1976), Двуреченский (1985). Засоленный луг вплотную подходит к меловым скло-

нам, а заросли *Plantago salsa* поднимаются почти на 1/3 их высоты, что свидетельствует о засоленности склонов.

Для меловых склонов долины р. Белой можно назвать более 40 растений реликтовых, эндемичных и интересных по характеру ареалов. Ежегодное посещение волокновских мелов в течение последних 6 лет приносит все новые флористические находки. Так, 7 августа 1988 г. впервые на территории ЦЧР зафиксированы занесенный в «красные книги» СССР и РСФСР *Lepidium meyeri* Claus, а также *Allium delicatulum* Siev. ex Schult. et Schult.fil. (Григорьевская, 1990). Чрезвычайно интересная находка клоповника Мейера сдвигает северную границу его ареала почти на 150 км к северу. Нахождение Двуреченским в 1987 г. солеросово-триостренниковых, прутняково-триостренниково-ситняговых, ситнягово-подорожниковых галофитных сообществ в 1 км от пос. Кантемировка на водораздельном полуостанце с хрящеватыми почвами из песчаника, более древнем по сравнению с засоленными пойменными лугами, еще раз свидетельствует о длительной и сложной истории формирования данных фитоценозов. Они встречаются фрагментарно, малы по площади, имеют своеобразные флору и фауну. Наличие редких, реликтовых, находящихся на границах ареалов растений в таких фитоценозах обязывает принять неотложные меры к их сохранению. Для этого предлагается все фрагменты пустынно-степных фитоценозов ЦЧР с растениями более южных ареалов взять под охрану в качестве памятника природы, ландшафтно-ботанического заказника или заповедника с ротационным режимом пользования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бережной А.В. Песчаные буруны // Воронежские дали. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1981. С. 22—24. — *Гаель А.Г.* Пески Верхнего Дона // Изв. Геогр. о-ва. Вып. 1. 1930. 50 с. — *Голицын С.В.* Быкова шея — центр средоточения реликтовых растений Северного Дона. Материалы к истории растительности Среднерусской возвышенности // Бюл. Воронежск. о-ва естествоиспытателей. 1956. Т. 10. С. 39—44. — *Голицын С.В.* Реликтовые растения — живые ископаемые нашего края // Природа Липецкой области и ее охрана. Воронеж: Центрально-Черноземное кн. изд-во, 1970. С. 120—127. — *Голицын С.В., Матюшенко В.В.* Элементы полупустынь на крайнем юго-востоке Центрального Черноземья // Науч. зап. Воронежск. отд. Всесоюз. бот. о-ва. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1964. С. 15—22. — *Григорьевская А.Я.* Флористические находки в Центрально-Черноземном районе // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 3. С. 432—435. — *Двуреченский В.Н.* Степное Подонье // Среднерусское Белогорье. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1985. С. 106—115. — *Дубянский В.А.* Пески Среднего Дона и использование их в сельском и лесном хозяйстве. М.: Изд-во с.-хоз. лит., 1949. С. 231. — *Камышев Н.С.* Степные и луговые памятники природы // Заповедные уголки Воронежской области. Воронеж: Центрально-Черноземное кн. изд-во, 1983. С. 106—116. — *Камышев Н.С., Хмелев К.Ф.* Растительный покров Липецкой области. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1972. 209 с. — *Камышев Н.С., Хмелев К.Ф.* Растительный покров Воронежской области и его охрана. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1976. 180 с. — *Келлер Б.А.* Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Вып. 1. Воронеж, 1923. 183 с. — *Краснов А.Н.* Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-Шаня // Зап. Русск. геогр. о-ва. Т. 19. 1988. 413 с. — *Крашенинников И.М.* Географические работы. М.: Изд-во геогр. лит., 1954. 599 с. — Лавренко Е.М. О растительности плейстоценовых перигляциальных степей СССР // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 3. С. 313—327. — *Литвинов Д.И.* Геоботанические заметки о флоре Европейской России // Bul. Soc. Natur. Moscou. 1890. Т. 3. С. 322—434. — *Мильков Ф.Н.* К географии останцово-водораздельного типа местности на Средне-Русской возвышенности // Вестн. МГУ. 1961. Вып. 2. С. 24—26. — *Скуфьин К.В.* В песчаном царстве // Воронежские дали. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1981. С. 234—235.

Воронежский университет

Получено 26 III 1991

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92:582(470)

К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ Н.П.ИКОННИКОВА-ГАЛИЦКОГО (1892—1942)

S.S.IKONNIKOV. TO THE CENTENARY FROM THE BIRTH OF N.P.IKONNIKOV-GALITSKY (1892—1942)

Николай Петрович Иконников-Галицкий родился в Петербурге 4 декабря 1892 г. В 1912 г. он закончил Тенишевское училище в Петербурге, затем учился на физико-математическом факультете Петербургского университета, на естественном отделении, которое, к сожалению, ему не удалось закончить. С 1918 г. Н.П.Иконников-Галицкий начал работать в Главном ботаническом саду РСФСР в Петрограде, сначала внештатно, а с 1919 г. — в штате. В первые годы работы в Саду он проводил флористические исследования в Петроградской губернии (на территории Великолуцкого и Новоладожского уездов). В 1921 г. Николай Петрович участвовал в исследовании флоры и растительности Псковщины. Сначала он работал под руководством В.Л.Комарова в отделе живых растений и в Восточноазиатском отделе Гербария, где постепенно специализировался по флоре Северной и Восточной Азии.

В 1926—1929 и 1931 г. Николай Петрович был в экспедициях в Монголии, изучал ее флору и растительность. За время экспедиций был собран огромный материал (около 10 000 гербарных листов), который хранится ныне в Ботаническом институте Российской академии наук (Санкт-Петербург). Он посетил районы Хангая и Северной Монголии, горы Хэнтэй (Кентей), верховья рек Керулен и Онон, бассейны рек Тола и Менза, Гобийский Алтай и прилегающую к нему полосу Гоби. По свидетельству В.И.Грубова, «Н.П.Иконников сам обрабатывал свои сборы и был лучшим знатоком флоры Монголии» («Конспект флоры Монгольской Народной Республики». Тр. Монг. комиссии. Вып. 67. 1957 : 20).[1] Н.П.Иконниковым-Галицким были написаны научные отчеты по исследованным районам, в том числе «Критический список растений Кентейского района Северной Монголии», хранящийся, как и другие отчеты, в Монгольской комиссии АН РАН.

Как систематик и флорист Николай Петрович тщательно изучил ряд родов: *Phlomis* L., *Lagopsis* Bunge (*Lamiaceae*), *Limonium* Mill. (*Limoniaceae*), *Aldrovanda* L., *Drosera* L. (*Droseraceae*), *Mertensia* Roth (*Boraginaceae*), *Lagotis* Gaertn. (*Scrophulariaceae*) и др.

В 1937 г. Н.П.Иконникову-Галицкому за ботанические работы по Монголии была присвоена ученая степень кандидата биологических наук, а затем он стал старшим научным сотрудником Гербария.

Николай Петрович внес немалый вклад в изучение флоры Азиатской России и Монголии. Он был прекрасным полевым исследователем, хорошим систематиком и флористом. Лично знавшие его Б.К.Шишкин, В.Н.Васильев, М.М.Ильин рассказы-

[1]Известный мне портрет Н.П.Иконникова-Галицкого опубликован в цитированной выше книге В.И.Грубова между страницами 16 и 17.

вали автору этих строк о его преданности гербарной работе, о его превосходных человеческих качествах — скромности и отзывчивости.

Но судьба его была трагична, как и судьба многих других представителей интеллигенции из русского дворянства. После одного из вызовов Николая Петровича в «органы» авторство его текста по сем. *Droseraceae* Salisb. во «Флоре СССР» (Т. 9. М.; Л.; Изд-во АН СССР, 1939) было опущено в процессе подготовки к печати. Н.П.Иконников-Галицкий погиб от голода во время блокады Ленинграда в 1942 г. на 50-м году жизни. Научное наследие Н.П.Иконникова-Галицкого — его гербарные коллекции и 16 научных статей, список которых опубликован С.Ю.Липшицем в «Словаре русских ботаников» (Т. 3. М.: МОИП, 1950 : 443—444). Николаем Петровичем описано более 10 новых для науки видов.

В честь Н.П.Иконникова-Галицкого были названы род *Ikonnikovia* Lincz. (*Limoniaceae*) и 6 видов: *Salsola ikonnikovii* Iljin (*Chenopodiaceae*), *Goldbachia ikonnikovii* Vass. (*Brassicaceae*), *Potentilla ikonnikovii* Juz. (*Rosaceae*), *Scutellaria ikonnikovii* Juz. (*Lamiaceae*), *Lagotis ikonnikovii* Schischk. (*Scrophulariaceae*), *Scorzonera ikonnikovii* Lipsch. (*Asteraceae*).

Вспоминая о Н.П.Иконникове-Галицком в год 100-летия со дня его рождения, заметим, что работой именно таких честных тружеников науки, каким был Николай Петрович, шло познание флоры России и сопредельных территорий.

С.С.Иконников

Ботанический институт им.В.Л.Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 VII 1992

УДК 92:581.55(470) ©Бот.журн., 1992 г., т. 77, № 12

АНДРЕЙ ЯКОВЛЕВИЧ ГОРДЯГИН (1865—1932) (К 125-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

E.L.LYUBARSKY. ANDREY YAKOVLEVICH GORDYAGIN (1865—1932) (TO THE 125-TH ANNIVERSARY FROM HIS BIRTH)

Выдающийся отечественный геоботаник, один из основателей Казанской геоботанической школы, доктор биологических наук, член-корреспондент АН СССР профессор Казанского университета Андрей Яковлевич Гордягин родился 17 октября (по ст.стилю) 1865 г. в Перми. В 1884 г. окончил Пермскую гимназию, в 1888 г. завершил обучение в Казанском университете с присвоением ему ученой степени кандидата естественных наук. С 1 февраля 1889 г. А.Я.Гордягин — профессорский стипендиат при кафедре ботаники Казанского университета, с 1891 г. — приват-доцент. 28 мая 1901 г. ему присуждена ученая степень доктора ботаники после успешной защиты диссертации на тему «Материалы к познанию почв и растительности Западной Сибири», а в 1902 г. за эту работу Русским географическим обществом он был награжден медалью имени Н.М.Пржевальского. После защиты диссертации А.Я. был назначен заведующим кафедрой ботаники Казанского университета. В 1906—1914 гг. он работал во вновь открывшемся Саратовском университете, в 1914 г. вернулся в Казань и снова возглавил университетскую кафедру ботаники, которой руководил до последних дней своей жизни.

Еще в студенческие годы А.Я.Гордягин сделал описание растительности окрестностей г.Красноуфимска. В 1893 г. А.Я.Гордягин и почвовед Р.В.Ризположенский в результате совместных исследований опубликовали материалы по естественно-исторической характеристике и первую почвенную карту Казанской губернии. В 1891—1892 гг. А.Я. провел интересные наблюдения над жизнедеятельностью му-

равьев; результаты были напечатаны в Трудах Казанского общества естествоиспытателей. В 1894 г. А.Гордягин и зоолог М.Рузский опубликовали работу «Некоторые данные по фауне муравьев Восточной России».



В 1892—1901 гг. А.Я.Гордягин проводит обширные ботанико-географические исследования на Среднем Урале и в Западной Сибири. В результате этого, помимо других его публикаций, в 1900—1901 гг. в Трудах Казанского общества естествоиспытателей появилась работа «Материалы для познания почв и растительности Западной Сибири», ставшая крупным явлением в ботанико-географической литературе того времени благодаря широте и разносторонности анализа территории (почвенного, климатического, флористического и геоботанического), а также пониманию роли человека в изменении растительного покрова. В этом ставшем классическим труде были заложены многие научные традиции Казанской геоботанической школы, рассмотрен широкий спектр злободневных теоретических проблем геоботаники, введены новые методы описания и анализа растительности.

Круг интересов А.Я.Гордягина постоянно расширялся. Он впервые в России начал применять методы математической статистики в ботанике, проводил биометрические исследования растений и статистический анализ геоботанических наблюдений (см.работы 1907—1934 гг.).

А.Я. провел большую серию наблюдений над зимним испарением древесных растений, что позволило объяснить причину отсутствия широколиственных пород деревьев в климатических условиях Сибири. В годы I Мировой войны А.Я. опубликовал рекомендации «О заготовке сфагна для нужд госпиталей» (Казань, 1917 г.). После 1914 г. по заданию казанского земства А.Я. руководил исследованиями лугов Казанской губернии.

В 1922 г. А.Я.Гордягин опубликовал большую работу «Растительность Татарской республики» (в сборнике «Географическое описание Татарской республики». Ч.1. Казань, 1922. С.143—222). В ней не только приводилось первое полное описание растительности Татарии с соответствующей библиографией, но и была дана разработка многих узловых вопросов геоботаники. С 1924 г. под руководством А.Я. его ученики развернули широкие территориальные геоботанические исследования растительности Татарской, Чувашской, Марийской республик.

Большое внимание А.Я.Гордягин уделял преподаванию, его лекции отличались особой привлекательностью для студентов; он вырастил несколько поколений учеников, среди которых много крупных ботаников, хорошо известных в нашей стране. А.Я. сыграл значительную роль в становлении преподавания ботанических дисциплин во вновь возникших после 1917 г. вузах Казани. Многие его ученики в своих воспоминаниях всегда подчеркивают высокие человеческие качества А.Я., талант лектора и научного руководителя, вызывавшие любовь к нему студентов. В жизни А.Я. был простым и скромным человеком, требовательным к себе, добрым и отзывчивым.

Жизнь и творчество А.Я.Гордягина подробно освещены в приводимой далее литературе о нем. Список 48 опубликованных работ ученого содержится в мемориальной статье В.И.Баранова.

В Казанском университете свято хранится память об А.Я.Гордягине, регулярно проводятся Гордягинские чтения (Любарский, Полуянова, 1979, 1981, 1984, 1989, 1991). У входа на кафедру ботаники в его честь установлена мемориальная доска. Ученики его учеников активно продолжают развивать традиции Казанской геоботанической школы не только в Казани, но и в других городах нашей страны.

Литература об А.Я.Гордягине

Баранов В.И. О жизни и работе А.Я.Гордягина // Уч. зап. Казанск. ун-та. Казань, 1933. Т. 93. Кн. 6. Вып.1 (Ботаника). С. 1—37.

БСЭ. 3-е изд. Гордягин А.Я. М.: Сов.Энциклопедия, 1972. Т. 7. С. 79.

Келлер Б.А. Памяти Андрея Яковлевича Гордягина // Уч. зап. Казанск. ун-та. Казань, 1933. Т. 93. Кн. 6. Вып. 1 (Ботаника). С. 38—42.

Келлер Б.А. Памяти А.Я.Гордягина // Сов. ботаника. 1933. № 2. С. 124—128.

Колоскова А.В. Вклад А.Я.Гордягина в изучение почвенного покрова России // Почвоведение. 1982. № 12. С. 100—106.

Липшиц С.Ю. (Сост.). Гордягин А.Я. // Русские ботаники: Биографо-библиографический словарь. М.: Изд-во МОИП, 1947. Т. 2. С. 329—332.

Марков М.В. Ботаника в Казанском университете за 175 лет. Казань: Изд-во Казанск. гос. ун-та, 1980. 103 с.

Марков М.В. Из истории Казанской геоботанической школы. Ч.1 // Уч. зап. Казанск. ун-та. Казань, 1952. Т. 112. Кн. 7 (Биология). С. 3—46.

Марков М.В. Кафедра геоботаники и систематики растений. Научная деятельность биолого-почвенного факультета (к 40-летию Татарской АССР) // Уч. зап. Казанск. ун-та. Казань, 1960. Т. 120. Кн. 3. С. 3—22.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Любарский Е.Л., Полуянова В.И. Гордягинские чтения // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 1. С. 149—150. — *Любарский Е.Л., Полуянова В.И.* Вторые Гордягинские чтения // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 5. С. 763. — *Любарский Е.Л., Полуянова В.И.* Третьи Гордягинские чтения // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 7. С. 995. — *Любарский Е.Л., Полуянова В.И.* Четвертые Гордягинские чтения // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 12. С. 1831. — *Любарский Е.Л., Полуянова В.И.* Пятые Гордягинские чтения // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1193.

Любарский Е.Л.

Казанский университет

Получено 10 X 1991

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941:002.01:581.9(4):582.4(084.4)

Atlas Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe / Ed. by J. Jalas, J.Suominen on the basis of team-work of European botanists. VOL. 9. *PAeoniaceae* to *Capparaceae.* Maps 1954—2109. — Helsinki, 1991. 110 p. (Атлас Флоры Европы. Распространение сосудистых растений в Европе / Под ред. Я.Яласа, Ю.Суоминена. Т. 9. *PAeoniaceae — Capparaceae.* Карты 1954—2109. —Хельсинки, 1991. 110 с.

O.A.SVYAZEVA. (A REVIEW). ATLAS FLORAE EUROPAEA. DISTRIBUTION OF VASCULAR PLANTS IN EUROPE. VOL. 9. 1991

Вышел в свет очередной, 9-й том издания «Атлас Флоры Европы. Распространение сосудистых растений в Европе». Атлас составляется под редакцией профессора J.Jalas и доктора J.Suominen на основе совместной работы европейских ботаников и издается в Хельсинки Комитетом по картированию флоры Европы (the Committee for mapping the flora of Europe) и Финским биологическим обществом (Societas Biologica Fennica Vanamo).

Излишне доказывать необходимость создания данного Атласа, ибо очевидно, что стремительно увеличивающийся объем фактического материала по географии таксонов разных рангов, разбросанного по различным гербарным хранилищам, в многочисленных публикациях и рукописях, должен быть сведен воедино и именно на континентальном уровне. Выполнить подобную работу может только большой международный коллектив авторов, который и объединяется Комитетом по картированию флоры Европы. В его составе представители всех государств Европы — крупнейшие специалисты по изучению региональных флор, что и определяет высокий научный уровень всего Атласа. До начала издания Атласа в Европе существовал ряд хорологических атласов высокого ранга, но регионального плана. Достаточно упомянуть прекрасные атласы E.Hulten (1950, 1958, 1962). Многочисленные карты ареалов, опубликованные в отдельных статьях, составлены разными методами картирования, с разной степенью точности, касаются нередко небольших территорий и отдельных групп растений и, являясь существенным вкладом в географическую характеристику видов, не дают общего представления о географии растений на всем европейском континенте.

Одной из предпосылок создания Атласа, включающего в себя карты ареалов всех видов для всей территории Европы, могла быть полная флористическая сводка, охватывающая всю территорию и дающая общие установки в отношении разграничения и номенклатуры таксонов. Такой сводкой явилась «Флора Европы» (Flora Europaea, vol. 1—5, 1964—1980). Как отмечают создатели Атласа, на его составление их воодушевили издание E.Hulten в 1950 г. «Атласа распространения сосудистых растений в северо-западной Европе» (Atlas of the distribution of vascular plants in Northwestern Europe), начало публикации «Флоры Европы» и разработка новых ме-

тодов картирования, основанных на стандартной сеточной системе. Образцом использования сеточного метода в хорологии явился «Атлас Британской флоры» (Atlas of British flora), вышедший в свет в 1962 г.

На 10 Международном ботаническом конгрессе в Эдинбурге в 1964 г. была продемонстрирована карта ареала, выполненная сеточным методом. Этот момент создатели Атласа считают начальной точкой в картировании флоры Европы. Затем последовали экспериментальное картирование 10 видов и организация для этой цели сети участников, представляющих все европейские страны. В 1965 г. был образован Комитет по картированию флоры Европы. Он состоит из секретариата, консультантов (в числе которых академик А.Л.Тахтаджян), членов Комитета от каждой страны и их помощников, а также Финского консультационного комитета.

С 1972 по 1989 г. опубликовано 8 томов: vol.1. 1972. *Pteridophyta* (*Psilotaceae* to *Azollaceae*). Maps 1—150. 121 p.; vol. 2. 1973. *Gymnospermae* (*Pinaceae* to *Ephedraceae*). Maps 151—200. 40 p.; vol. 3. 1976. *Salicaceae* to *Balanophoraceae*. Maps 201—383. 128 p.; vol. 4. 1979. *Polygonaceae*. Maps 384—478. 71 p.; vol. 5. 1980. *Chenopodiaceae* to *Basellaceae*. Maps 479—668. 119 p.; vol. 6. 1983. *Caryophyllaceae* (*Alsinoideae* and *Paronychioideae*). Maps 669—1011. 176 p.; vol. 7. 1986. *Caryophyllaceae* (*Silenoideae*). Maps 1012—1508. 229 p.; vol. 8. 1989. *Nymphaeaceae* to *Ranunculaceae*. Maps 1509—1953. 261 p.

Каждый том содержит карты ареалов и текстовую часть к ним. Основную часть тома предваряют предисловие, объяснительные заметки, принятые сокращения, благодарности. При картировании составители Атласа в вопросах таксономии и номенклатуры, насколько возможно, следуют «Флоре Европы». Все отклонения специально оговорены. Район картирования — вся территория Европы. Единица картирования — 50-километровый квадрат Универсальной Меркарторской проекции. 4400 квадратов покрывают всю территорию Европы, образуя сеточную основу в масштабе 1:1 000 000. Данные наносятся на бланк с сетью квадратов, и вся собранная таким образом информация передается в Хельсинки для обобщения. Для составления карты используются достоверные гербарные материалы, проверенные данные (опубликованные и неопубликованные).

Текстовая часть к картам включает в себя видовое название растения с автором таксона, ссылку на соответствующую карту, наиболее важные синонимы, особенно приводимые во «Флоре Европы». Далее следуют замечания по таксономии и номенклатуре, которые дополняют или корректируют написанное во «Флоре Европы». Иногда это комментарий к возникшим при картировании трудностям. Для «трудных» видов и подвидов, даже если они приведены как самостоятельные во «Флоре Европы», нередко единственно возможным оказывается составление сборных карт. В разделе «Notes» указываются новые или пропущенные во «Флоре Европы» данные по географии видов. Под заголовком «Total range» дается общий ареал таксона (особо оговорены эндемичные виды). В случае, если общий ареал таксона выходит за пределы Европы, цитируются опубликованные оригинальные карты всего ареала.

На картах приводятся данные о дикорастущих и частично о натурализовавшихся видах, отмечены местонахождения, где существование таксона находится под сомнением или таксон уже отсутствует.

Начиная с 5-го тома большой раздел вводной части отведен перечислению отклонений от «Флоры Европы»: таксоны, новые для флоры Европы и исключенные из нее, номенклатурные изменения. В предисловиях даются краткая характеристика тома, изменения в составе Комитета, некоторые замечания о финансировании Атласа, благодарности (часто они вынесены в самостоятельный раздел), перечислены технические исполнители, готовившие том к печати. В разделе «Сокращения и условные знаки», помимо условных знаков к картам, даны принятые сокращения наиболее часто цитируемой литературы, а начиная с 5-го тома напоминается аббревиатура названий государств. Каждый том, кроме 1-го и 2-го, снабжен указателем латинских названий растений.

Очередной, 9-й том выдержан в стиле всего издания. Он включает в себя 6 семейств (*Paeoniaceae, Berberidaceae, Magnoliaceae, Lauraceae, Papaveraceae, Capparidaceae*) и 31 род. Картированы 113 видов и 67 подвидов, в том числе 48 таксонов на территории нашей страны. Следует отметить значительное число видов с ограниченными ареалами и узких эндемиков. Из широко распространенных видов приведены *Berberis vulgaris, Papaver rhoeas, P.dubium, Chelidonium majus, Corydalis solida, Fumaria officinalis*.

В том включены 19 таксонов, не вошедших во «Флору Европы» (хотя и описанных ранее), 7 видов и 4 подвида таксономических новинок и 17 видов флористических новинок. В число последних вошли виды, известные в дикорастущем состоянии за пределами Европы. Таковы, например, североамериканские виды *Dicentra formosa* и *D.eximia*: первый обнаружен в Великобритании, Дании и Голландии, второй — в Великобритании; сибирский вид *Corydalis bracteata*, отмеченный в одичавшем состоянии в окр. Санкт-Петербурга и в Швеции. Для некоторых видов карты не составлены из-за отсутствия достоверного материала. 14 таксонов исключены из состава флоры, у 24 изменился ранг или название рода, у 16 отмечены номенклатурные изменения. Для большинства видов приводятся числа хромосом.

Как и все тома Атласа, 9-й том издан на прекрасной бумаге, печать отличается четкостью, карты — выразительностью и аккуратным исполнением.

В нашей стране работа над Атласом начиналась очень маленьким коллективом под руководством А.И.Толмачева. Мы не были готовы к картированию флоры европейской части СССР методом квадратов. Остро сказывается слабая флористическая изученность европейской части России, причем не только северных и восточных, но и центральных областей. Использование же сетчатого метода особенно неблагоприятно для территорий, флористически слабо изученных. В дальнейшем во много раз увеличился коллектив авторов карт, но для такой территории, как наша, и он мал. Площадь европейской части СССР в прежнем составе была равна площади Западной Европы (около 5000 тыс. км^2). Число же участников картирования у нас вдвое (а возможно, и втрое) меньше, чем за рубежом. Так, в 9-м томе участников из стран Западной Европы более 105 человек, из Прибалтики — 7, с Украины и из Молдавии — 8, а из всей европейской части России — только 20 человек. Отсутствие же данных по нашей территории делает карты незавершенными (хотя каждая карта всегда находится в процессе дополнений и изменений), при этом беспокоит причина «белых пятен» на картах: действительное отсутствие вида или наше недостаточное знание. Участие ботаников нашей страны в создании Атласа положительно сказывается на возрастающем более детальном изучении нашей флоры. Однако выполнение этой работы осложняется отсутствием современных флористических сводок по отдельным регионам и монографических обработок, недостатком флористов и систематиков, отсутствием картографического материала, таксономическими и номенклатурными расхождениями между авторами «Флоры Европы» и отечественными ботаниками. Особенно большие трудности возникают при работе с критическими группами растений.

Тем не менее заслуга как зарубежных, так и отечественных создателей Атласа огромна. Благодаря участию в нем большого числа специалистов разных стран получена возможность собрать максимум информации, использовать многочисленные гербарные и неопубликованные данные, выправить неточности и ошибки в ранее опубликованных источниках. «Атлас флоры Европы» — уникальное научное издание, прекрасное дополнение к «Флоре Европы». Это богатейший материал для систематиков, флористов, географов растений, палеоботаников и специалистов разного профиля. Опубликованные карты принесут пользу в решении природохозяйственных и природоохранных задач. Особо хочется отметить огромный вклад финских ботаников в создание Атласа.

В заключение следует указать, что приобрести «Атлас флоры Европы» можно по следующему адресу: Akateeminen Kirjakauppa (the Academic Bookstore), P.O.Box 128,

SF-00100 Helsinki Finland. Ориентировочная стоимость — 350 финских марок, включая почтовые расходы.

О.А.Связева

Ботанический институт им.В.Л.Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 VI 1992

УДК 019.941:002.01:582.475 © Бот.журн., 1992 г., т. 77, № 12

Aljos Farjon. *Pinaceae*: drawings and descriptions of the genera *Abies, Cedrus, Pseudolarix, Keteleeria, Nothotsuga, Tsuga, Cathaya, Pseudotsuga, Larix* and *Picea* // Regnum vegetabile. Vol. 121. Königstein, Federal Republic of Germany: Koeltz Sci. Books, 1990. XII+330 p. **(Альос Фарьон. *Pinaceae*: изображения и описания родов *Abies, Cedrus, Pseudolarix, Keteleeria, Nothotsuga, Tsuga, Cathaya, Pseudotsuga, Larix* и *Picea*.** Кёнигштейн, ФРГ, 1990).

S.V.VIKULIN, S.G.ZHILIN, O.N.ARBUZOVA. *ALJOS FARJON. PINACEAE*: DRAWINGS AND DESCRIPTION OF THE GENERA *ABIES, CEDRUS, PSEUDOLARIX, KETELEERIA, NOTHOTSUGA, TSUGA, CATHAYA, PSEUDOTSUGA, LARIX* AND *PICEA*. 1990

A.Farjon (Дания) в течение нескольких лет исследовал сем. *Pinaceae*. Вся его работа стала возможной благодаря финансовой поддержке со стороны д-ра Werner Greuter и профессора Frans A.Stafleu, а также издателей.

В отдельной книге Farjon опубликовал обработку рода *Pinus* (Aljos Farjon. Pines: drawings and description of the genus *Pinus*. Leiden, The Netherlands, 1984. 220 p.).

Остальным родам *Pinaceae* посвящена рецензируемая книга. Исследуя их, Farjon перевел 11 видов в разновидности. Это коснулось 7 видов *Abies*, 3 видов *Larix* и 1 — *Picea*. На с. IX на стадии корректуры была помещена сноска, где объяснялось, что часть новых комбинаций без согласования с Farjon была обнародована несколько ранее, в январе 1990 г., с авторством Farjon et Silba. Число видов по родам принято Farjon следующим образом: *Abies* — 46, *Cedrus* — 4, *Pseudolarix* — 1, *Keteleeria* — 3, *Nothotsuga* — 1, *Tsuga* — 9, *Cathaya* — 1, *Pseudotsuga* — 4, *Larix* — 10, *Picea* — 34. Всего в книге описано 113 видов из 10 родов.

Каждому из 113 видов посвящено по меньшей мере по 2 страницы крупного формата (32.5 × 22.5 см). На развороте помещены: слева — рисунки внешнего вида растения, олиственного побега, листьев, шишек, чешуй, семян, а справа — морфологическое описание и абзацы «Экология» и «Распространение» (с картой). Здесь же приведены характеристики внутривидовых таксонов, если они признаны автором для данного вида.

Автор специально отмечает, что таксоны рассматриваются им исключительно в «ботаническом смысле», т.е. описаны виды, подвиды и разновидности, встречающиеся в диком состоянии. Для составления описаний и изготовления рисунков автор старался не пользоваться культиварами и садовыми экземплярами неизвестного происхождения. Даже изображения внешнего вида растений были нарисованы по фотографиям, сделанным в природе. Особенно подчеркнуто использование китайских фотографий E.H.Wilson. Автор предпочитал исследовать для целей описания гербарные образцы (из 22 гербариев мира, в том числе, разумеется, из Гербария БИН РАН), а также материалы 14 ботанических садов Великобритании, Голландии и Финляндии.

Работа Farjon является превосходным дендрологическим атласом. Однако завзятый дендролог не найдет в ней бесчисленных садовых форм. Правда, и систематик не увидит привычного по «флорам» номенклатурного абзаца, помогающего сразу ви-

деть даже без прочтения таксономические позиции (или пристрастия) авторов. В книге нет даже ссылок на первоописания видов (на роды есть). Важнейшие синонимы, впрочем, упомянуты. Даны обиходные английские названия. Однако достоинства труда Farjon столь очевидны, что недостатки легко простить. Рецензируемая книга важна для ботаников разных специальностей, а также для лиц, занимающихся практической деятельностью в лесоводстве и садоводстве.

Farjon описал сем. *Pinaceae* весьма обстоятельно, дал ключи подсемейств и родов. Им принята система *Pinaceae*, предложенная в 1989 г. M.Frankis:[1] subfam. *Pinoideae* (*Pinus*), subfam. *Piceoideae* Frankis (*Picea*), subfam. *Laricoideae* Melchior et Werdermann (*Cathaya, Pseudotsuga, Larix*), subfam. *Abietoideae* Pilger (*Cedrus, Abies, Pseudolarix, Keteleeria, Nothotsuga, Tsuga*).

Описаны и все 10 родов, даны ключи (кроме *Pseudolarix, Nothotsuga* и *Cathaya*) и ареалы. Кроме того, ко всем родам имеются интересные номенклатурные и таксономические комментарии. Так, кратко разобран знаменитый парадокс *Picea abies* (L.) Karst. — *Abies picea* (L.) Lindl., «ель пихта» — «пихта ель», долгое время смущавший всех ботаников (лесоводы и дендрологи и по сию пору не признают номенклатурно грамотного наименования *Picea abies* для самой обычной ели, предпочитая ему, что неправильно, поздний синоним *Picea excelsa* (Lam.) Link.

На с. 294—301 Farjon дал 4 таблицы рисунков поперечных срезов листьев сосновых. Их сопоставление дает в руки исследователю превосходный диагностический прием, действующий вплоть до видов. Его постоянно использовала в своем незабываемом курсе хвойных (один из авторов этих строк — С.Г.Жилин может свидетельствовать об этом) доцент кафедры ботаники Санкт-Петербургского (тогда еще Ленинградского) университета Ольга Алексеевна Муравьева (1900—1985) со своей бессменной помощницей В.С.Борхвардт. К сожалению, столь важные материалы не были опубликованы.

В конце превосходно изданного тома Farjon поместил словарь ботанических и экологических терминов, список литературы и указатель латинских названий растений.

С.В.Викулин, С.Г.Жилин, О.Н.Арбузова

Ботанический институт им.В.Л.Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 VII 1992

[1] *Frankis M.P.* Generic inter-relationship in *Pinaceae* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1988. Vol. 15. N 3. P. 527—548. Номер журнала вышел в 1989 г.

Обзорные статьи

Оригинальные статьи

Сообщения

Систематические обзоры и новые таксоны

Флористические находки

Методика ботанических исследований

Охрана растительного мира

Числа хромосом

Потери науки

Юбилеи и даты

Критика и библиография

Хроника

В Российском ботаническом обществе

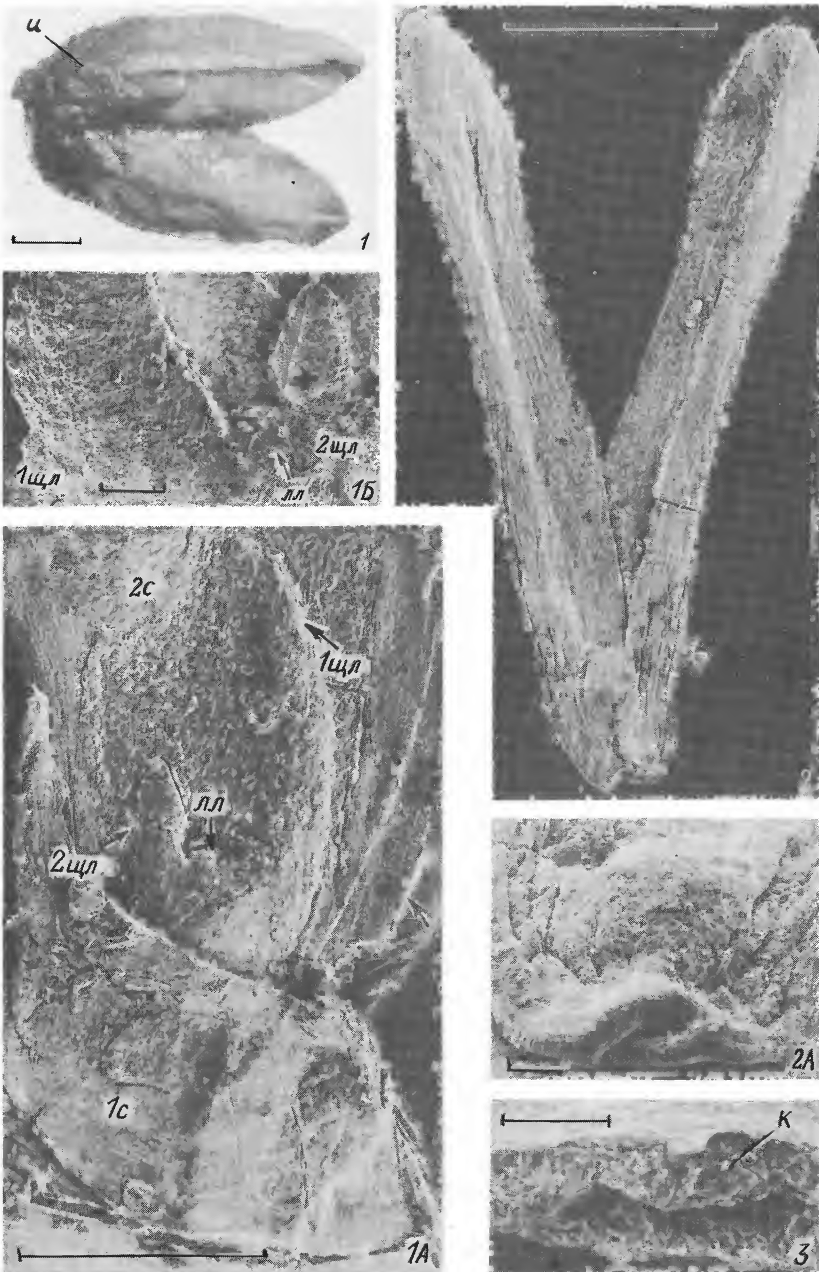


Таблица. Филломы *Nelumbo nucifera* на ранних стадиях онтогенеза.

Анатропный семязачаток, обращенный корнем вверх, для удобства рассмотрения перевернут на *1А—3* корнем вниз. *1* — общий вид обезвоженных семядолей, отпрепарированных из незрелого семени; виден фрагмент интегумента (*и*). *1А* — те же семядоли, одна из которых (*1с*) срезана в нижней части; видны внутренняя сторона 2-й семядоли (*2с*) с пленчатым краем (стрелка справа), первые 2 щитовидных листа (*1щл, 2щл*) и ланцетный лист (*лл*), укрывающий верхушечную почку; ланцетный лист расположен в той же плоскости, что и семядоли. *1Б* — те же листья зародыша после обработки изоамилацетатом и высушенные при критической температуре; видны базальная часть листового черешка 1-го щитовидного листа (*1щл*), 2-й щитовидный лист на стреловидной стадии развития пластинки (*2щл*) и 1-й покровный ланцетный лист (*лл*) с широким влагалищем. *2* — общий вид сросшихся в основании семядолей, освобожденных от интегумента и нуцеллуса (почечка заметна в виде бугорка). *2А* — те же семядоли, но под углом 60°; видны их базальное срастание и в углублении между ними рудимент главного корня. *3* — другой зародыш; в углублении виден редуцированный главный корень. Масштабная линейка: *1, 1А, 2* — 1 мм; *1Б, 2А, 3* — 100 мкм.

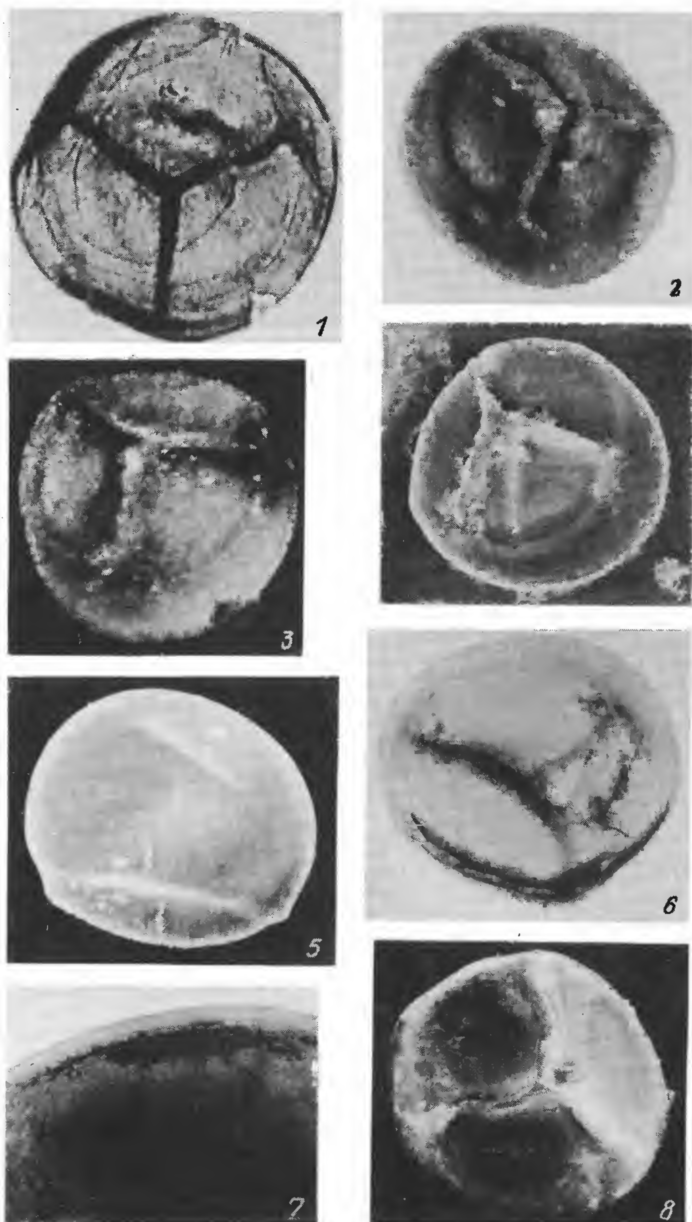
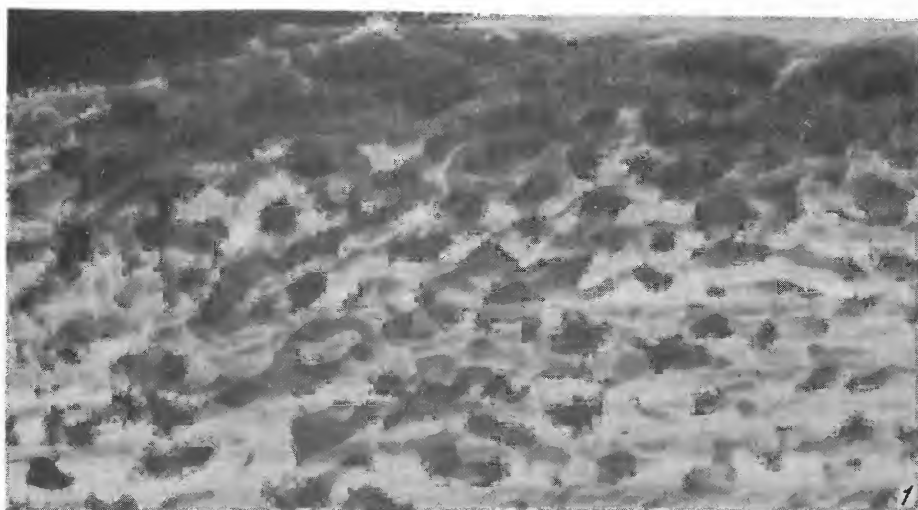
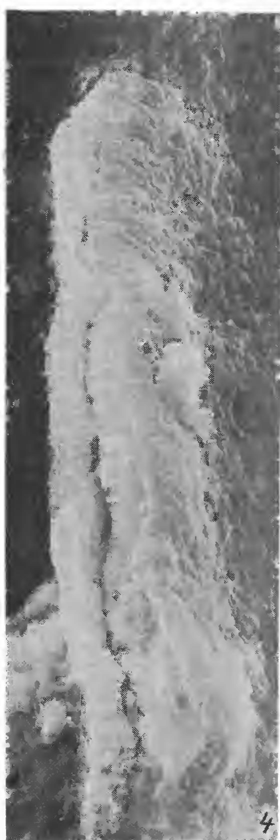
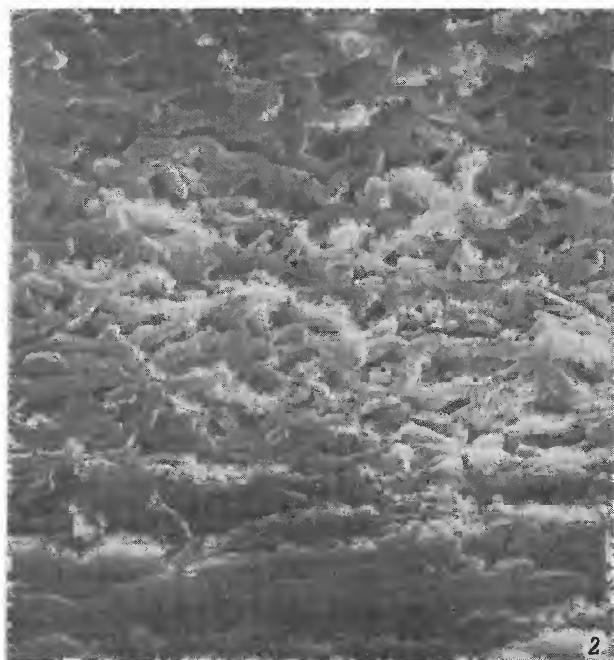


Таблица I. Мегаспоры *Trileites polonicus* (*1—5*) и *Pleuromeia rossica* (*6—8*).

1 — мегаспора *Trileites polonicus* в световом микроскопе (в проходящем свете) после химической обработки, × 100, Польша, скважина Ольшины ИГ I, нижний интервал среднего пестрого песчаника; *2, 3* — мегаспоры *T.polonicus* в световом микроскопе (в отраженном свете), × 100, Польша, местонахождение то же; *4, 5* — мегаспоры *T.polonicus* с проксимальной (*4*) и дистальной (*5*) сторон в СЭМ, × 100, Польша, местонахождение то же; *6, 7* — мегаспора *Pleuromeia rossica* (*6*) и бесструктурная экзина (*7*) в световом микроскопе (в проходящем свете) после обработки перекисью водорода, × 100 и × 400, Ярославская обл., близ пос. Красное, нижний триас, ветлужский ярус, рыбинская свита; *8* — мегаспора *P.rossica* с проксимальной стороны в СЭМ, × 120, местонахождение то же.







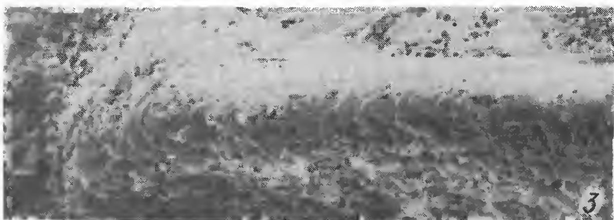
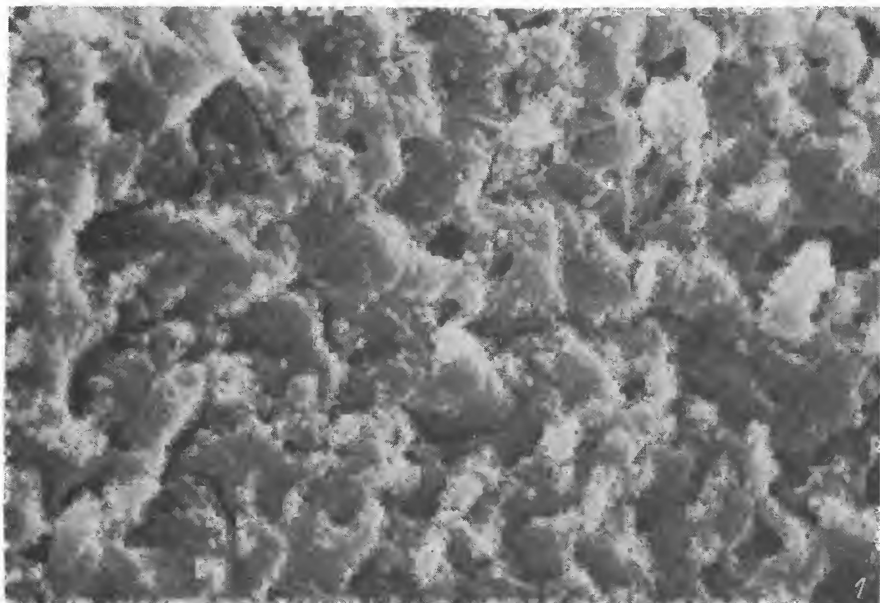


Таблица II. Ультраструктура наружного слоя спородермы и сильно приподнятые рубцы апертуры.
1, 3 — *Pleuromeia rossica*; *2, 4* — *Trileites polonicus*. *1, 2* — × 10 000; *3, 4* — × 1000. Местонахождения те же, что и на табл. I.

К с. 38



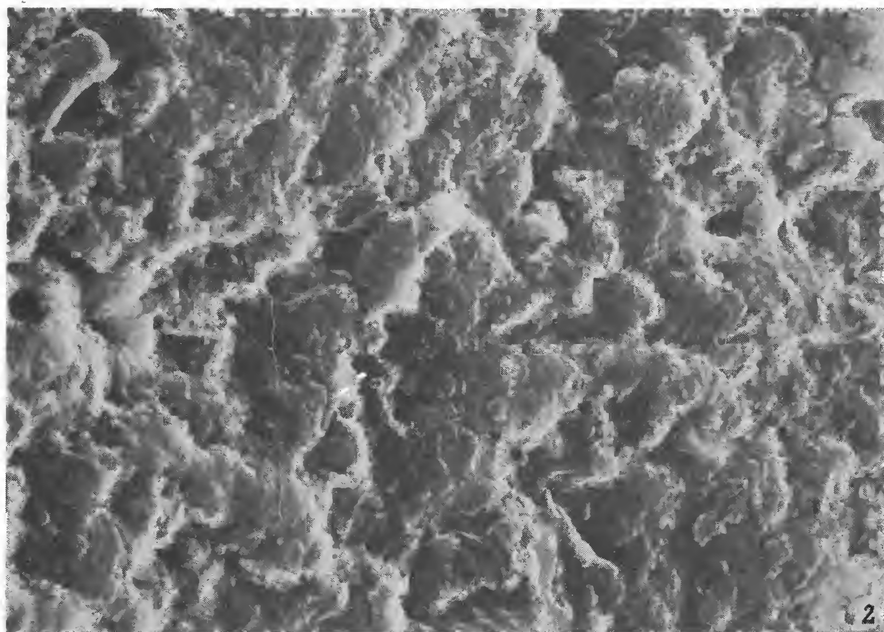


Таблица III. Поверхностная ультраструктура мегаспор *Pleuromeia rossica* (*1*) и *Trileites polonicus* (*2*), × 10 000.

Местонахождения те же, что и на табл. I.

CONTENTS

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

ISSN 0006—8136. Ботанический журнал. 1992. Т. 77. № 12. 1—152